BENECKE-JOST
PFLANZENPHYSIOLOGIE
BAND II

VIERTE AUFLAGE

SEMPER BONIS ARTIBUS

JENA, GUSTAV FISCHER

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

Bot
B

Pflanzenphysiologie

Von

Dr. W. Benecke und Dr. L. Jost

o. ö. Professor an der Universität Münster i. W.

o. ö. Professor an der Universität Heidelberg

Vierte umgearbeitete Auflage
von
Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie

Band II:

Formwechsel und Ortwechsel

von

L. Jost

Mit 156 Abbildungen im Text und 1 Tafel

2005-03
11/2/26

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1923

297
V/3/26

Alle Rechte vorbehalten.

Germany

Der Kaiser-Wilhelms-Universität zu Straßburg

zum Gedächtnis.

Vorwort.

Fast zwei Jahre sind verflossen, seitdem mir der Herr Verleger die Mitteilung machte, daß die dritte Auflage meiner „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ vergriffen sei. Eine Neuauflage lehnte ich zunächst ab und unternahm sie erst, als ich in Wilhelm Benecke einen Mitarbeiter gefunden hatte, der bereit war, die chemische Physiologie zu bearbeiten. Auch so, bei Beschränkung auf den Formwechsel und Ortwechsel, ist es mir hart genug geworden, in diesen schweren Zeiten mich der Aufgabe hinzugeben. So lege ich auch ohne Gefühl der Befriedigung die Feder nieder in dem Bewußtsein, daß vieles besser hätte werden können.

Wie die drei Auflagen meiner Vorlesungen, hat auch diese Neubearbeitung das Ziel, den mit den Grundlagen der Naturwissenschaft Vertrauten in die Physiologie der Pflanzen einzuführen. Dabei wurden jetzt im Interesse der Kürze die Tatsachen der Morphologie als bekannt vorausgesetzt.

Möge das Buch in der neuen Gestalt der Pflanzenphysiologie neue Freunde zuführen!

Heidelberg im August 1923.

L. Jost.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

II. Teil: Formwechsel 1

1. Kapitel. Einleitung 1

1. Wachstum der Zelle 2
Wachstum 2. Wachstum des Protoplasmas 3. Entstehung der Zellhaut 4. Flächenwachstum 5. Dickenwachstum 11. Beendigung des Wachstums 13. Zellteilung 14.

2. Wachstum vielzelliger Organe 15
Innere Ausbildung 16. Gewebespannung 18.

3. Messung des Wachstums 21
Wurzel 22. Sproß 26. Blatt 29. Zuwachsgröße 31.

2. Kapitel. Ursachen des Wachstums 33

A. Aeußere Ursachen 35

1. Temperatur 35
Kardinalpunkte 35. Wachstumsgeschwindigkeit 37. Formative Wirkungen 39. Temperaturwechsel 40.

2. Licht 40
Licht als Wachstumsbedingung 40. Licht und Wachstumsbeginn 42. Licht und Wachstumsgeschwindigkeit 44. Lichtwachstumsreaktion 45. Formative Erfolge 48. Etiolement 50. Weitere formative Erfolge 54. Licht und Färbung 55. Lichtrichtung 57. Wellenlänge 58.

3. Schwerkraft 59
Wachstumsgeschwindigkeit 59. Formative Erfolge 60.

4. Mechanische Einflüsse 62
Druck und Zug 62. Kontakt 64. Verwundung 65.

5. Chemische Einflüsse 66
Wachstumsbeginn 66. Wachstumsgeschwindigkeit und Dauer 67. (Sauerstoff 67. Wasser 68. Nährsalze 69. Gifte 70.) Formative Erfolge 71. (Niedere Pflanzen 71. Höhere Pflanzen 72. Wassergehalt des Bodens 72. Wasssergehalt der Luft 73.) Wasserpflanzen 74.

6. Einfluß fremder Organismen 75
Bau und Entwicklung der Gallen 76. Ursachen der Gallen 82. Nutzen der Gallen 85. Flechten 86. Ardisia 86.

7. Transplantation 87
Erfolge im allgemeinen 87. Chimären 89.

8. Modifikationen 93

B. Innere Ursachen 101
9. Korrelationen 101
Restitution 101. Funktionshemmung und Funktionsübertragung 103. Wesen der Korrelation 106.
10. Ursachen der spezifischen Gestaltung 107
Vererbung 110. Bastarde 111. (Monohybriden; intermediäre Vererbung 111. Dominanz 114. Symbole 115. Genotypus und Phänotypus 116. Dihybriden 117. Polyhybriden 118.) Vererbungsgesetze 118. Kreuzungsnova 119. Polymere Faktoren 120. Gekoppelte Merkmale 121. Chromosomentheorie 122. Mutationen 123.

3. Kapitel. Der Entwicklungsgang 129
1. Ruhezeit und Entwicklungsbeginn 129
Samen 129. Knospen 131.
2. Wachstum und Zellteilung 132
Wundhormone 133. Zellteilung und Kernteilung 136. Richtung der neuen Wand 137.
3. Der Thallus 138
Zellkolonien 138. Polarität 140. Verzweigung 141.
4. Der Vegetationspunkt des Kormus 143
Blattstellung 143. Verzweigung 146.
5. Restitution 147
Tatsachen 147. Ursachen 149.
6. Polarität 151
Restitution 151. Transplantation 154.
7. Symmetrie 156
8. Ausbildung des Kormus 157
Streckung 157. Morphologische Differenzierung 158. (Jugendformen 158. Niederblätter 160. Rhizome 161. Umdifferenzierung 163.) Innendifferenzierung 163. Wurzel 165.
9. Fortpflanzung 166
Niedere Pflanzen 168. Höhere Pflanzen 173. Geschlechtsbestimmung 183. Bestäubung 185. Befruchtung 185. Postfloration 190. Samen 191.
10. Periodizidät 193
Einleitung 193. I. Teilung 198. II. Längenwachstum 199. III. Blattbildung 200. (1. Herstellung der Ruhe 202. 2. Frühtreiben 204.) Jahresringe 208. Stauden 209. Wurzeln 211. Unerklärliche periodische Erscheinungen 211.
11. Alter und Tod 211
12. Schluß 216

III. Teil: Ortwechsel 218
4. Kapitel. Oeffnungs- und Schleuderbewegungen 218
Arten der Bewegungen 218
1. Hygroskopische Bewegungen 220
Quellung und Schrumpfung 220. Kohäsion 229.
2. Schleuderbewegungen durch Turgordruck und Wachstum 234
Turgordruck 234. Bewegungen 239. Schleuderbewegungen 241. Auslösung 246.

5. Kapitel. Reizbewegungen I: Tropismen 250

1. Geotropismus 251

a) Orthotrope Organe 251
Schwerkraft als Ursache der Krümmung 252. Verlauf der Krümmung 255. Autotropismus 257. Geschwindigkeit der Krümmung 258. Krümmung und Wachstum 259. Reizwirkung der Schwerkraft 261. Reaktions- und Präsentationszeit 263. Intermittierende Reize 264. Intensitätswirkungen 267. Richtung der Kraft 268. Analyse des Reizvorganges 273. Primäre Wirkung der Schwerkraft 276.

b) Plagiotrope Organe 280
Radiäre Organe 280. Dorsiventrale Organe 284. Torsionen 288. Blüten 288. Gelenke 289. Aenderung der Reaktionsweise 291. Windepflanzen 296. Rotierende Bewegung der Ranken 302.

2. Phototropismus 302
Verbreitung des Phototropismus 303. Wachstumskrümmungen 305. Turgorkrümmungen 308. Fixe Lichtlage 308. Reizmengengesetz 310. Wellenlänge 314. Aenderung der Reaktionsweise 315. Reizleitung 318. Reizanlaß 322. Theorie des phototropischen Reizes 326. Zusammenwirken von Photo- und Geotropismus 331.

3. Weitere Tropismen 332

I. Thermotropismus 332
II. Elektro- und Galvanotropismus 336
III. Chemotropismus 337
Pilze 337. Pollenschläuche 339. Wurzeln 340. Aërotropismus 341.
IV. Hydrotropismus 342
V. Traumatotropismus 345
VI. Rheotropismus 347

4. Thigmotropismus 348
Ranken 349. Weitere Fälle 357.

6. Kapitel. Reizbewegungen II: Nastien 362

1. Nyktinastie 362
Thermonastische Blüten 363. Nyktinastische Blüten 366. Laubblätter 368. Hygronastie 373. Einfluß von Außenfaktoren 374. Periodische Bewegungen 375. Bedeutung der nyktinastischen Bewegungen 382. Spaltöffnungen 383.

2. Seismonastie 384
Mimosa 384. Reizleitung 391. Biophytum 395. Dionaea 396. Blüten 397.

3. Thigmonastie 401

4. Chemonastie 402

5. Rückblick auf die Krümmungsbewegungen 406

I. Reiz 406
II. Formale Bedingungen 413
III. Blaauwsche Theorie 415
IV. Endonome Bewegungen 417

7. Kapitel. Lokomotorische Bewegungen 422

1. Mittel der Lokomotion 423
Schwimmen 423. Kriechen 427.

2. Abhängigkeit der Lokomotion von äußeren Bedingungen 433

3. Richtungsbewegungen 436
Chemotaxis 436
Bakterien 437. Reizschwelle 440. WEBERsches Gesetz 441. Myxomyceten 442. Farnspermatozoen 443. Moosspermatozoen 444.
Osmotaxis 446
Hydrotaxis 447
Phototaxis 447
Purpurbakterien 447. Schwärmsporen 448. Kriechende Formen 450.
Thermotaxis 451
Galvanotaxis 451
Taxien der Chloroplasten 452
Taxien des Zellkernes 455
4. Rückblick auf die Reizerscheinungen 457
Reize 457. Allgemeine Gesetze 462. Reizbarkeit der Tiere 465.

Druckfehler.

Seite 185 Zeile 8 von oben ist das Wort W e i b c h e n zu streichen.

II. Teil.

Formwechsel.

---

1. Kapitel.

Einleitung.

Die Physiologie des Formwechsels sucht die Ursachen des Wachstums, der Gestaltung, des Entwicklungsganges der Pflanze zu ergründen. — Man hat früher die Gestaltungsprozesse als etwas Gegebenes genommen, man hat sie entweder nur deskriptiv oder auch „vergleichend", d. h. unter dem Gesichtspunkt der Deszendenzlehre behandelt; nur vereinzelte Formänderungen der Pflanze sind von alters her physiologisch betrachtet worden (z. B. das Etiolement). Daß es sich aber beim Formwechsel um ein großes Gebiet handelt, in dem kausale Forschung zu Resultaten führen kann, haben Morphologen und Physiologen in neuerer Zeit mehr und mehr betont. Sachs, Voechting, Goebel, Klebs und Berthold[1]) möchten wir an erster Stelle als die Begründer der „Physiologie der Entwicklung" nennen.

Die physiologische Betrachtung der Pflanzengestalt setzt die Kenntnis der Morphologie voraus, die in den bekannten Lehrbüchern der Botanik dargestellt wird.

Der Formwechsel soll hier nach zwei Gesichtspunkten behandelt werden. In einem Kapitel (2) sollen die Faktoren besprochen werden, von denen die Pflanzengestalt abhängt, im andern (3) aber stehen die Entwicklungsvorgänge im Vordergrund. Naturgemäß greifen diese zwei Abschnitte ineinander; jede einzelne Tatsache, die mitgeteilt wird, könnte ebensowohl in dem einen, wie in dem andern Kapitel stehen. Und doch scheint uns die Trennung der Darstellung nach diesen zwei Gesichtspunkten so unentbehrlich, daß wir die aus ihr resultierenden Wiederholungen gerne in Kauf nehmen. Ehe aber diese zwei Fragen in Angriff genommen werden, sollen in diesem einleitenden Kapitel kurz einige Dinge besprochen werden, die zum Verständnis der folgenden Kapitel nötig sind.

---

1) Sachs 1880 Arb. bot. Inst. Würzburg 3 452; 1882 Vorl. über Pflanzenphysiologie. Voechting 1878 u. f. Organbildung im Pflanzenreich. Bonn; 1887 Bibl. botanica 4; 1892 Transplantation. Tübingen; 1908 und 1918 Unters. zur exp. Anatomie u. Pathologie. Tübingen. Goebel 1908 Experimentelle Morphologie. Klebs 1896 Fortpflanzungsphysiologie niederer Organismen; 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. Berthold 1898 u. 1904 Unters. z. Physiol. d. pflanzl. Organisation. Leipzig.

1. Das Wachstum der Zelle.

Die Pflanze kann äußerlich einfach oder reich gegliedert erscheinen, stets hat sie eine gewisse innere Organisation. Niemals besteht sie aus homogener Masse[2]), aus einer einzigen chemischen Verbindung, wie viele Kristalle, oder auch aus einem Gemisch zweier Verbindungen, wie die ,,Mischkristalle". Vielmehr weist das Mikroskop stets Zellen in der Pflanze nach. Sie sind die Bausteine, die Elementarbestandteile des Organismus, besitzen aber selbst wieder einen äußerst komplizierten Bau. — Bei den sogenannten niederen Pflanzen besteht unter Umständen der ganze Körper nur aus einer Zelle oder wenigen, gleichartigen, miteinander verbundenen Zellen, ausnahmsweise auch wohl nur aus einem Teil der typischen Zelle, dem Protoplasma (Myxomyceten). Dagegen ist die höhere Pflanze aus vielen, unter sich verschieden gestalteten Zellen aufgebaut, deren Einzelwachstum sich aber im allgemeinen dem Gesamtwachstum unterordnet.

Wohl kennen wir einige Fälle von „zellenförmiger Selbstdifferenzierung"[3]) aus Flüssigkeiten; es ist aber sehr unwahrscheinlich, daß die Ursachen der Zellbildung in der Pflanze irgendwie vergleichbar wären den Ursachen solcher zellenähnlicher Strukturen. Wohl haben die Kristalle gewisse Aehnlichkeit mit Organismen, insofern als sie eine gesetzmäßige Gestalt haben und befähigt sind, diese nach Verletzungen zu regenerieren. Daß aber die sog. „flüssigen Kristalle"[4]) den Organismen ähnlicher seien als andere, kann man nur behaupten, wenn man sich auf sehr äußerliche Analogien stützt; wenn man z. B. die Teilungen und Verschmelzungen solcher Kristalle ohne weiteres mit der Zellteilung und mit der Kopulation von Gameten gleichsetzt. Auch gewisse Niederschläge haben eine so große Aehnlichkeit mit Pflanzen, daß man sie als „künstliche Pflanzen"[5]) bezeichnet hat. Bringt man in eine mit Gelatine versetzte Lösung von gelbem Blutlaugensalz und Kochsalz etwas Kupfernitrat und Zucker, so bildet sich da, wo die Lösung von Kupfernitrat die des Blutlaugensalzes berührt, ein Niederschlag von Ferrocyankupfer. Dieser wächst zusehends und erinnert in seiner Gesamtgestalt an beblätterte Pflanzen. Aber es fehlt diesen Gebilden im Innern jede Spur einer Aehnlichkeit mit wirklichen Pflanzen.

Bei einer Untersuchung des Wachstums und der Gestaltung der Pflanze ist demnach naturgemäß mit der Betrachtung der Zelle zu beginnen. Von ,,Gestaltung" redet man nur, wenn eine Veränderung der bisherigen Gestalt in dem Sinne erfolgt, daß entweder eine ganz neue Form auftritt oder die bisherige zum mindesten in den Verhältnissen der Durchmesser sich ändert. Eine ausgesprochene Verlängerung ohne gleichzeitige Verdickung oder umgekehrt wäre also die einfachste ,,Gestaltung". Gestaltsänderung kann nicht nur durch Wachstum, sondern auch durch Quellung oder Turgoränderung bedingt sein.

Wachstum. Die wachsende Zelle vergrößert sich; das fällt einmal zunächst in die Augen. Aber nicht jede Vergrößerung beruht auf Wachstum. Legt man z. B. einen Samen in Wasser, so sieht man ihn bald in lebhafter Größenzunahme, die von der Vergrößerung seiner einzelnen Zellen herrührt. Sie beruht aber lediglich auf der

2) Driesch 1911 Die Biologie als selbst. Grundwissenschaft, 2. Aufl. S. 34. Leipzig.

3) Magnus 1913 Ber. bot. Ges. 31 290.

4) Lehmann 1906 Flüssige Kristalle und die Theorien des Lebens. Leipzig. Przibram u. Winterstein Handb. d. vgl. Phys. 3, 2; 447.

5) Leduc 1912 Das Leben in seinem phys.-chem. Zusammenhang (deutsch von Gradenwitz). Halle.

Einlagerung von Wasser in die organische Substanz, also auf einem Prozesse, der als Quellung bezeichnet wird. Legt man den gequollenen Samen an die Luft, so gibt er durch Verdunstung das eingesogene Wasser wieder ab und kehrt auf die ursprüngliche Größe zurück. — Bringt man eine Algenzelle, die in Rohrzucker plasmolysiert wurde, in Wasser, so vergrößert auch sie sich durch Wasseraufnahme. Die Art und Weise der Wasseraufnahme unterscheidet aber diesen Prozeß von der Quellung. Das Wasser wird ganz überwiegend in die Vakuole aufgenommen, nicht wie bei der Quellung zwischen die Teilchen der Wand und des Protoplasmas. Gemeinsam aber ist dieser Größenzunahme durch Turgor und Quellung der Umstand, daß sie reversible Veränderungen vorstellen, während wir von einem Wachstum nur dann reden, wenn die Vergrößerung eine dauernde ist. Dabei pflegt meistens mit der „Vergrößerung" eine Volumzunahme Hand in Hand zu gehen, doch gibt es auch Fälle, in denen mit der Zunahme des einen Durchmessers die Abnahme eines anderen verknüpft ist. Im letzteren Fall kann die Verlängerung auch ohne Volumänderung vor sich gehen; trotzdem sprechen wir, wenn es sich um eine bleibende Aenderung handelt, auch dann von Wachstum.

Wachstum des Protoplasmas. Die wichtigsten Bestandteile der Zelle und ihre Anordnung setzen wir als bekannt voraus. Von ihnen interessieren uns jetzt nur zwei, das Protoplasma und die Zellhaut, und wir werden deren Wachstum und Gestaltung getrennt zu behandeln versuchen. Wir beginnen mit dem Protoplasma, das ja die lebende Substanz katexochen ist und dementsprechend bei weitem die größte Wichtigkeit in unserer Frage beansprucht. Aber leider sind unsere Kenntnisse über das Wachstum des Protoplasmas ganz außerordentlich dürftige, sie beschränken sich eigentlich auf die einfache Konstatierung der Tatsache des Wachstums. Wir können bei manchen Zellen direkt unter dem Mikroskop beobachten, daß das Protoplasma sich vermehrt, so daß es unter Umständen schon nach 20 bis 30 Minuten in verdoppelter Menge da ist. Aber wie das Protoplasma aus den Nährstoffen gebildet wird, das wissen wir nicht. Wir können nur sagen, daß es sich hier um einen Assimilationsprozeß handelt, genauer gesagt, um den Assimilationsprozeß[6]). Denn was wir bisher als „Assimilation" bezeichnet haben, das waren relativ einfache Synthesen organischer Substanzen: das Chlorophyllkorn erzeugt z. B. Kohlehydrate; die Kohlehydrate aber sind ihrem Erzeuger nicht viel ähnlicher, als es die Kohlensäure war; denn es fehlt ihnen vor allem eine Eigenschaft des Chloroplasten: das Leben. Von Assimilation im eigentlichen Sinne des Wortes kann man aber nur dann reden, wenn der Stoff in den lebenden Zustand übergeführt wird, und das ist eben gerade das, was beim Wachstum des Protoplasmas eintritt; es wird neues Protoplasma gebildet. Mehr als irgendein anderer Vorgang ist deshalb das Wachstum des Protoplasmas für den Organismus charakteristisch. Wenn ein Kristall wächst, dann findet sich seine Substanz schon gelöst in der Mutterlauge; das Protoplasma dagegen bildet sich selbst aus anderen Stoffen, aber freilich stets nur im Anschluß an schon vorhandenes Protoplasma. Uebrigens sind wir zurzeit nicht einmal annähernd

6) Driesch 1901 Die organischen Regulationen. Leipzig.

imstande, diesen Prozeß zu verfolgen, da wir ja nicht genau wissen, was eigentlich das Protoplasma ist. Und was vom Protoplasma im ganzen gilt, das gilt auch von seinen Organen, dem Zellkern, den Chromatophoren: wir sehen, daß sie wachsen, wir wissen aber nicht, wo und wie sie wachsen.

Von der Besprechung der Gestaltung des Protoplasmas können wir hier absehen, denn meistens hat es gar keine bestimmte Gestalt. Es ist eine zähe Flüssigkeit, deren äußere Form in den Fällen, die uns hier interessieren, durch die Zellwand bedingt ist.

Entstehung der Zellhaut. Viel besser als über das Protoplasmawachstum, aber auch noch unvollständig, sind wir über das Wachstum der Zellmembran orientiert. Der prinzipielle Unterschied zwischen Protoplasma und Zellmembran kann nicht deutlicher ausgedrückt werden, als wenn wir sagen: eine Neubildung von Protoplasma findet nur im Anschluß an schon vorhandenes Protoplasma statt, dagegen kann sich eine Zellwand auch da bilden, wo zuvor keine war; die Bildung der Zellwand hängt vom Vorhandensein von Protoplasma, aber nicht von dem einer anderen Zellwand ab; das Protoplasma erzeugt sich selbst, die Zellwand wird vom Protoplasma erzeugt. Diese Abhängigkeit der Zellwand vom Protoplasma tritt uns schon bei ihrer ersten Anlage vor Augen[7]). Bei vielen Algen und Pilzen kommt eine sogenannte Schwärmsporenbildung vor. Dabei zieht sich im einfachsten Fall (Fig. 1) der gesamte Inhalt der Zelle von der Membran zurück, tritt schließlich durch einen Riß der Wand in das umgebende Wasser und bewegt sich dort als unbehüllte, nackte „Schwärmspore". Nach einiger Zeit hört die Bewegung auf, die Schwärmspore setzt sich fest und erhält eine neue Zellmembran. Diese wird auf der Außenseite der Plasmahautschicht ausgeschieden. Die Entstehung durch Ausscheidung scheint außerordentlich häufig vorzukommen, und nur in seltenen Fällen hat man konstatiert, daß die Membran durch Umbildung[8]) von Protoplasma entsteht, daß z. B. ganze Plasmastränge in Zellhaut verwandelt werden. Es müßten bei diesem Prozeß, wenn wirklich die so entstehenden Zellhäute die gleiche Beschaffenheit haben wie die durch Ausscheidung gebildeten, Kohlehydrate aus dem Protoplasma abgespalten werden, stickstoffhaltige Reste sich zurückziehen. Es könnten aber auch diese Zellwandmassen, die gewissermaßen durch Erstarrung des Plasmas zustande kommen, eine kompliziertere chemische Zusammensetzung haben. Das ist nach CORRENS[9]) in der Tat der Fall.

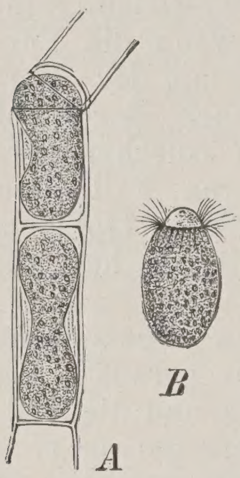


Fig. 1. Oedogonium. *A* Zwei Zellen, deren Inhalt zu Schwärmsporen umgewandelt ist. *B* freie Schwärmspore, vergr. 350. Nach PRINGSHEIM aus „Lehrb. der Botanik für Hochschulen".

Auch künstlich kann man eine Neubildung von Zellhaut herbeiführen. So entsteht z. B. auf der Oberfläche des Protoplasten in plasmolysierten Zellen unter geeigneten Umständen eine neue Haut; ebenso können sich durch mechanische Mittel isolierte Plasmateile häufig (z. B. bei den Siphoneen) mit Membran umgeben.

---

7) STRASBURGER 1898 Jahrb. wiss. Bot. **31** 511.
8) HANNIG 1911 Flora **102** 209. TISCHLER 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 53.
9) CORRENS 1898 Bot. Ztg. **56** II 221.

Nach der ersten Anlage pflegt die Zellhaut zu wachsen; sie vergrößert sich sowohl in der Fläche wie in der Dicke. Anfangs überwiegt gewöhnlich das Flächenwachstum, später das Dickenwachstum, und oft dauert das letztere noch lange fort, wenn das erstere beendet ist. Obwohl demnach diese beiden Wachstumsprozesse zeitlich zum Teil zusammenfallen und ineinander greifen, so wollen wir sie doch einer möglichst getrennten Behandlung unterwerfen. Wir beginnen mit dem Flächenwachstum, das uns auch von dem Gesichtspunkte der „Gestaltung" aus interessiert, denn die Gestalt der fertigen Zelle ist bedingt durch die Art des Flächenwachstums ihrer Membran. Daß es auch Gestaltsveränderungen bei Zellen gibt, die nur durch Aenderung des Turgordrucks bedingt sind, also rückgängig gemacht werden können, haben wir schon früher erfahren (Spaltöffnungen).

Flächenwachstum. Suchen wir zunächst Einblick in die verschiedenen Arten des Flächenwachstums zu gewinnen! Nur wenige Zellen sind bekannt, bei denen das Flächenwachstum ein allseitig gleichmäßiges ist, bei denen also eine Vergrößerung ohne Aenderung der Form stattfindet, so viele Pollenkörner und Sporen von ungefähr tetraedrischer Gestalt (vgl. Fig. 7, S. 9), so die zylindrischen Zellen der Alge Hydrodictyon. Gewöhnlich dagegen wachsen nur einzelne Teile der Zellhaut in die Fläche, und sie können in verschiedener Weise an die nichtwachsenden angelagert oder zwischen ihnen eingestreut sein. Ein solches lokalisiertes Flächenwachstum muß sich schon bei halbkugligen Zellen finden, die durch Halbierung einer kugligen Zelle entstanden sind, und die später wieder kuglig werden. Das ist nur möglich, wenn die ebene Wandstelle durch Flächenwachstum zur Halbkugel wird (Pleurococcus). Auch bei vielen zylindrischen Zellen, z. B. denen der Konjugaten, ist das Flächenwachstum lokalisiert, nur die zylindrischen Wände verlängern sich, die scheibenförmigen Querwände behalten ihre Dimensionen bei; es nimmt also beim Wachstum nur die Länge, nicht aber die Dicke der Zelle zu. Ist in den beiden angeführten Beispielen noch immer ein großes Stück der Zellwand in Flächenwachstum begriffen, so sind andrerseits doch auch Fälle genug bekannt, in denen nur ein verschwindend kleiner Teil der Haut wächst, und dieser kann entweder an einem Ende der Zelle oder irgendwo sonst sich befinden. Im ersteren Falle spricht man von Spitzenwachstum, und da wird der Zuwachs einseitig den ausgewachsenen Membranteilen zugefügt, den anderen Fall nennt man Interkalarwachstum, und bei diesem erfolgt Einschiebung neuer Membranstücke zwischen zwei ausgewachsenen Zonen. Beispiele für Spitzenwachstum finden sich bei Wurzelhaaren, Pollenschläuchen, Pilzen etc.[10]). Nach Reinhardt ist dabei das Wachstum auf die eigentliche Kuppe der Zelle und ein kleines anstoßendes Stück ihres zylinderförmigen Teiles beschränkt; die Wachstumsintensität nimmt von der äußersten Spitze an allmählich ab. In der beistehenden Figur 2 sind zwei Stadien einer solchen Membran aufgezeichnet, und bestimmte Punkte in beiden in gleicher Weise bezeichnet; man sieht so, wie außerordentlich stark das Flächenstück *c d* beim Uebergang zu *c' d'*

---

10) Haberlandt 1889 Oestr. Bot. Ztg. (No. 3). Reinhardt 1892 Jahrb. wiss. Bot. 23 479. Raciborski 1907 Bull. acad. Cracov., math.-nat. Cl. 898.

gewachsen ist und wie gering die Differenz zwischen *a b* und *a′ b′* ist. — Das beste Beispiel für interkalares Wachstum findet sich bei Oedogonium, das später noch eingehender besprochen werden soll.

Einen anderen Fall von Interkalarwachstum illustriert die Fig. 3; sie stellt zwei verschiedene Stadien von sternförmigen Parenchymzellen vor. Die ursprünglich lückenlose Wand zwischen zwei Zellen weicht an mehreren Stellen auseinander, und es treten Interzellularen *i i* auf; man beachte nun, wie die Zellwand beim weiteren Wachstum fast nur an den Interzellularen sich vergrößert, während die Stellen, die je zwei Zellen gemeinsam sind, in Fig. 3 *II* nicht wesentlich größer sind, als in Fig. 3 *I*.

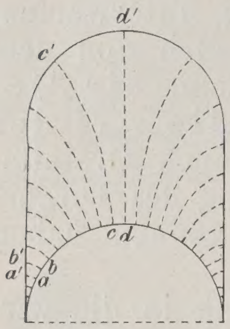


Fig. 2. Schema des Spitzenwachstums einer Pilzhyphe nach REINHARDT.

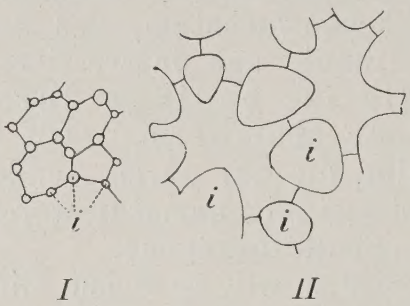


Fig. 3. Sternförmige Parenchymzellen von Thalia dealbata. *I* in jungem Zustand. *II* in älterem Zustand. Nach ZIMMERMANN.

Das Wachstum der Zelle ist vielfach verglichen worden mit den Formänderungen, die man an sog. „künstlichen“ Zellen (vgl. S. 2) beobachten kann. Eine solche künstliche Zelle[11]) kann man leicht erhalten, wenn man etwas Leim, dem Zucker zugesetzt ist, am Ende eines Glasstabes eintrocknen läßt und dann den Stab in schwache Tanninlösung eintaucht. Es entsteht an der Oberfläche des Leimtropfens sofort eine Niederschlagsmembran, deren Eigenschaften schon im I. Teil besprochen worden sind. Sie ist für Wasser sehr gut permeabel, aber ganz impermeabel für das Tannin und für den Leim. Unter den angegebenen Umständen entwickelt sich nun innerhalb dieser Membran ein osmotischer Druck, und dieser dehnt die Membran. Entweder ermöglicht nun schon das einfache Auseinanderrücken der kleinsten Membranteilchen bei der Dehnung das Eindringen der Leimlösung in die Membran, oder es treten erst feine Risse auf, und diese lassen die Leimlösung vordringen; sowie sie aber dann in Berührung mit dem Tannin kommt, entsteht ein Niederschlag von gerbsaurem Leim. Da die Neubildungen offenbar in ganz regelmäßiger Weise zwischen die alten Teile eingelagert werden, so wird die künstliche Zelle eine Kugel, die ziemlich beträchtliche Dimensionen annehmen kann.

Hat nun das Wachstum der Zellwand eine gewisse Aehnlichkeit mit dem der künstlichen Zelle? Diese Frage ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. In der lebenden Zelle vollzieht sich das Flächenwachstum nur bei Gegenwart von Protoplasma und Kern; im allgemeinen wachsen nur solche Membranen, denen Protoplasma von innen her dicht angelagert ist. Diese Anlagerung wird unter dem Einfluß des osmotischen Druckes eine besonders feste. Zugleich wird durch diesen Druck die Zellmembran gedehnt. Freilich, daß die Membranbildung bei der lebenden Zelle nicht wie bei der künstlichen in der Ausfällung eines unlöslichen Reaktionsproduktes

---

11) TRAUBE 1867 Archiv für Anat. u. Phys. S. 87. LEDUC vgl. Anm. 5.

zwischen zwei Flüssigkeiten besteht, das ist selbstverständlich. Aber es könnte doch der osmotische Druck eine mechanische Rolle beim Flächenwachstum spielen. Das hat man in der Tat vielfach angenommen, und man hat mit dieser Annahme das Flächenwachstum in zweifacher Weise zu erklären versucht. Nach der einen Anschauung wird durch den osmotischen Druck die Zellmembran einfach mechanisch gedehnt, und sie folgt diesem Druck weit über die ursprüngliche Elastizitätsgrenze („plastisches Wachstum“). In dem Maße, als sie an Fläche zunimmt, muß sie an Dicke abnehmen, und wenn in der Natur eine derartige Abnahme der Dicke meistens nicht zur Beobachtung kommt, so liegt das nur daran, daß neben der Flächendehnung eine Auflagerung neuer Schichten, ein Dickenwachstum von innen her stattfindet. Genauer betrachtet, leugnet also diese Auffassung das eigentliche Flächenwachstum überhaupt und kennt nur Anlagerung von Membran und passive Dehnung. In schroffem Gegensatz dazu steht die andere Anschauung, nach der das Flächenwachstum durch Einlagerung neuer Wandsubstanz zwischen schon vorhandene Teile zustande kommt; der osmotische Druck könnte etwa dadurch, daß er die kleinsten Teile der Membran etwas voneinander entfernt, mechanisch die Einlagerung der neuen Partikel begünstigen.

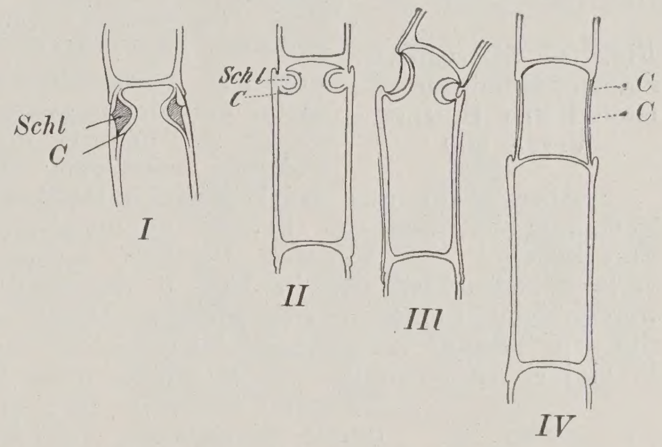


Fig. 4. Zellteilung bei Oedogonium. *I* Oe. crispum nach Kraskovits. *II*—*IV* Oe. Borisianum nach Hirn. *Schl* Schleimschicht, *C* Zelluloseschicht der Ringleiste.

Unter den Schlagworten „Apposition“ und „Intussuszeption“ haben sich diese beiden Theorien lange Zeit bekämpft, und erst in neuerer Zeit hat sich die Ueberzeugung Bahn gebrochen, daß zweifellos beide Prozesse in der Natur vorkommen. Wir wollen das an einigen Beispielen näher erläutern.

Die Zellen von Oedogonium sind zylindrisch. Ihre Teilung wird durch die Ausbildung einer nach innen vorragenden ringförmigen Verdickung nahe dem einen Ende der Zelle eingeleitet. Entstehung und Weiterentwicklung dieses Ringes sind auch heute noch von verschiedenen Autoren recht verschieden dargestellt. Nach Kraskovits[12]) besteht der Ring aus einer zentralen „Schleimschicht“, auf die eine Zelluloseschicht aufgelagert ist (Fig. 4 *II*). Die Schleimschicht entsteht durch Verquellen der Innenschichten der alten Zellhaut, die somit lokal dünner und dadurch für ihr späteres Aufreißen präpariert wird; die Zelluloseschicht ist eine im ganzen Umfang der Zelle neu angelagerte Lamelle, die im allgemeinen sehr dünn ist, am Ring aber eine ansehnliche Dicke besitzt (Fig. 4 *I*). Durch Aufquellen der Schleimschicht wird dann die alte Zellwand mit kreisförmigem Riß geöffnet, und die ganze Zelle verlängert sich jetzt beträchtlich. Dabei wird die Substanz des Ringes zu einem zylindrischen Verbindungsstück zwischen den alten Teilen der Zellwand ausgezogen, und zwar in der Art, daß seine Schleimschicht zur Außenseite, seine Zelluloseschicht zur Innenseite der interkalierten Membran wird. Da mit der Verlängerung dieses eingeschobenen Zylinders (Fig. 4 *III, IV*) eine

---

12) Kraskovits 1905 Sitzungsber. Wien **104** I 237. Vgl. dazu Wisselingh 1908 Beih. bot. Cbl. **23** (1) 157.

deutliche Abnahme seiner Wanddicke einhergeht, so macht der ganze Vorgang den Eindruck, als ob es sich um rein passive, vom osmotischen Druck bewirkte Dehnung handle. Deshalb hat man wohl gerade Oedogonium als ein Beispiel für „plastisches Wachstum“ betrachtet. Bei genauerer Ueberlegung des Falles sieht man aber leicht, daß die Sache nicht ganz so einfach ist. Denn die neue Membran wird nur in der Längsrichtung gedehnt; der Querdurchmesser der Zelle bleibt unverändert oder er verkleinert sich gar. Ein solches Verhalten paßt aber schlecht zu rein plastischer Dehnung.

Auch bei anderen Algen hat man Interkalarwachstum beobachtet, das in mancher Hinsicht an das von Oedogonium erinnert, so z. B. bei den Conferven. Den Zellenbau dieser Algen veranschaulicht die Fig. 5 in schematischer Weise. Jede Zelle besteht aus zwei im Längsschnitt ⌶-förmigen Stücken, die nach der Zellmitte zu sich verdünnen und mit den dünnen Rändern übereinandergreifen. Vom Protoplasma wird nun eine Schicht angelagert, die in der Mitte der Zelle am dicksten ist und sich gegen die Enden zu auskeilt. Die durch Vereinigung der zwei Komponenten gebildete Außenwand der Zelle wird dadurch überall gleich dick. Wenn nun die Zelle wächst, so weichen die übergreifenden Ränder der Außenmembran auseinander, und die Innenmembran tritt jetzt mehr und mehr an die Oberfläche des Zellfadens. Nach Ausbildung einer Querwand ist dann schließlich diese Innenwand zum ⌶-förmigen Körper geworden und in jeder Tochterzelle findet die Neubildung einer Innenwand statt. Aehnliche Beobachtungen an anderen Algen sind von vielen Forschern mitgeteilt worden [13]). Der Unterschied gegenüber Oedogonium liegt darin, daß die angelagerte Schicht hier nicht so plötzlich wächst und dadurch der Eindruck einer rein mechanischen Dehnung vermieden wird.

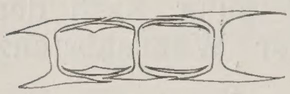


Fig. 5. Microspora amoena. Membranbau nach KNUT BOHLIN. Vergr. 300.

Aber nicht nur beim Interkalarwachstum, sondern auch beim Spitzenwachstum hat man im Prinzip ähnliche Dinge festgestellt. So wurde [14]) am Sproßscheitel der Floridee Bornetia secundiflora der eigenartige Schichtenverlauf beobachtet, der in Fig. 6 dargestellt ist. An der wachsenden Spitze werden hier Lamellen von geringer Dicke angelagert, diese wachsen dann in die Fläche und zersprengen ältere solche Lamellen, die sich dementsprechend in einiger Entfernung von der Spitze auskeilen. Es gelang dann NOLL [15]) bei Derbesia, Caulerpa und anderen Meeresalgen, die Zellwände durch Einlagerung von Berlinerblau zu färben und sie so von dem hinzukommenden Zuwachs zu unterscheiden. Bei diesen Versuchen konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß an der wachsenden Spitze Anlagerung neuer Lamellen, sodann Flächenwachstum dieser unter Zersprengung älterer Lamellen stattfindet. Im Anschluß an NOLL zeigte dann ZACHARIAS [16]) für Wurzelhaare von Chara, REINHARDT für solche bei höheren Pflanzen, daß durch einen künstlich hervorgerufenen Wachstumsstillstand die Anlagerung einer distinkten Verdickungsschicht an der Spitze herbeigeführt werden kann; mit dem Wiederbeginn des Wachstums werden dann die alten wachstumsunfähigen Membranteile durch die wachstumsfähigen jüngeren gesprengt.

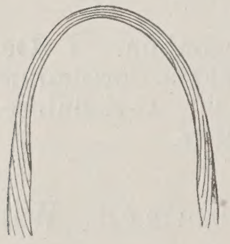


Fig. 6. Bornetia secundiflora. Kappenförmige Schichtungen in der Zellwand. Vergr. 75. Nach STRASBURGER.

Solange diese Objekte ohne Störung wachsen, konnte bisher von Schichtenanlagerung und Sprengung nichts beobachtet werden; es kann also sein, daß in NOLLS Versuchen erst durch die Einlagerung des Berlinerblaus die beobachtete Wachstumsweise der Zellhaut bedingt war.

Angenommen, das Spitzenwachstum vollziehe sich allgemein unter Anlagerung von Lamellen, Wachstum dieser und Sprengung älterer

---

13) BERTHOLD 1886 Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. K. BOHLIN 1897 Bihang svenska Vet. Akad. Handl. 23. WEST and HOOD 1911 New Phytologist **10** 241.

14) SCHMITZ 1880 Verhandl. naturwissensch. Verein d. Rheinlande 36. STRASBURGER 1882 Ueber den Bau u. das Wachstum der Zellhäute S. 189. Jena.

15) NOLL 1887 Abhandl. d. Senckenbergischen Gesellschaft **15** 101.

16) ZACHARIAS 1891 Flora **74** 466. REINHARDT 1899 Festschr. f. SCHWENDENER. Berlin.

Lamellen, so wäre damit zweifellos erwiesen, daß die einzelnen Lamellen zur Zeit, wo sie zerrissen werden, kein Flächenwachstum mehr aufweisen, oder wenigstens nicht mit der gleichen Intensität wachsen, wie junge Lamellen. Die alten Lamellen werden also zweifellos passiv gedehnt; ob aber auch das Wachstum der jungen Lamellen passiv ist, läßt sich aus dem Versuch durchaus nicht entnehmen. Sollte es sich jedoch in diesem und in ähnlichen Fällen wirklich um passive Dehnung auch der jugendlichen Membran handeln, so wird man natürlich in dem osmotischen Druck das wirksame Agens erblicken dürfen. Da ist es nun aber von großem Interesse, festzustellen, daß dieser Druck, obwohl er zu einer oft recht beträchtlichen Dehnung der Zellhaut führt (Kap. 4, 2), für sich allein niemals ausreichen kann, um die Membran plastisch zu dehnen, denn es ist erwiesen, daß selbst ein wesentlich höherer Druck noch nicht imstande ist, die Zellmembran über ihre Elastizitätsgrenze hinaus zu verlängern[17]). Auch finden wir in der lebenstätigen Zelle nie Membranen, die über ihre Elastizitätsgrenze hinaus gespannt sind. Man kann aber mit Noll[18]) annehmen, daß plastische Dehnung auch ohne Ueberschreitung der Elastizitätsgrenze möglich ist. Es sei daran erinnert, daß ein gespannter hölzerner Bogen sich allmählich entspannt, was wohl nur durch innere Umlagerungen möglich ist; in diesem entspannten Zustand ist aber der Bogen durch erneute Biegung jeden Augenblick wieder elastisch spannbar. So könnte auch in der durch die Turgorkraft gespannten Zellwand eine Entspannung, d. h. eben eine plastische Dehnung, zustande kommen, ohne daß deshalb die Zellmembram unelastisch geworden sein müßte. Es wird vielfach angenommen, daß das Protoplasma die elastischen Eigenschaften der Membran beeinflußt, doch fehlt es noch gänzlich an Anhaltspunkten, in welcher Weise das geschieht.

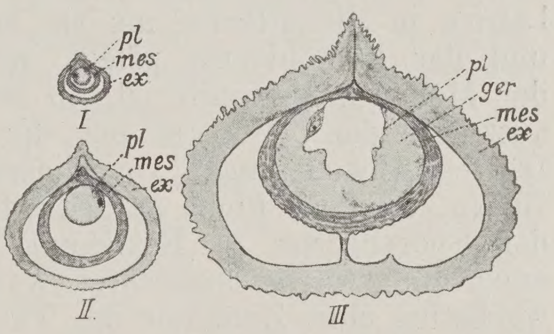


Fig. 7. Entwicklung der Makrospore von Selaginella helvetica nach Fitting. *I—III* sukzessive Entwicklungsstadien bei gleicher Vergrößerung (180) gezeichnet. *ex* Exospor, *mes* Mesospor, *pl* Protoplasma, *ger* Gerinnsel zwischen Protoplasma und Mesospor.

Die Möglichkeit, daß die jungen Lamellen aktiv, d. h. durch Intussuszeption wachsen, ist aber jedenfalls durch solche Beobachtungen nicht widerlegt. Für das Stattfinden von Intussuszeption sind andererseits eine ganze Reihe wichtiger Belege von Askenasy und Strasburger beigebracht worden. Wir können sie nicht alle hier anführen und wollen nur noch einen ganz besonders eklatanten Fall erwähnen, auf den Fitting aufmerksam gemacht hat[19]). An der jugendlichen Spore von Selaginella finden sich zwei, auch durch ihre chemische Beschaffenheit differente Membranen, das Exospor und das Mesospor (Fig. 7 *ex* und *mes*); sie sind durch eine sehr substanzarme Flüssigkeit voneinander geschieden. Während nun die Spore

17) Pfeffer 1892 Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. **18** 241. Vgl. aber Lepeschkin 1907 Bot. Cbl. Beih. **21** I 60.

18) Noll 1895 Flora **81** 65.

19) Askenasy 1890 Ber. Bot. Ges. **8** 61. Strasburger 1889 Histol. Beitr. Heft 2. Jena. Fitting 1900 Bot. Ztg. **58** 107.

an Größe bedeutend zunimmt (Fig. 7 *I—III*), bleiben diese Lamellen erhalten und erfahren gleichzeitig mit ihrem erheblichen Flächenwachstum auch eine Verdickung. Bei einer gewöhnlichen Zellwand könnte allenfalls die innerste Lamelle ein Flächenwachstum durch plastische Dehnung und gleichzeitige Anlagerung neuer Schichten vom Protoplasma aus erfahren; die äußeren Lamellen aber müßten bei plastischer Dehnung dünner werden. Bei Selaginella aber ist selbst für die innere Lamelle jede Möglichkeit einer Anlagerung ausgeschlossen, da hier das Protoplasma im Innern des Mesospors (Fig. 7 *II*) zu einer Kugel kontrahiert ist und höchstens an einem Punkte der Membran anliegt. Zwischen Protoplasma und Mesospor findet sich eine Flüssigkeit, aus der bei Alkoholzusatz Gerinnsel ausfallen (Fig. 7 *III ger*). Die wachsende Membran grenzt also nach beiden Seiten an Flüssigkeit, aus der ihr offenbar die nötigen Nährstoffe zukommen, und so wächst sie, ohne durch osmotischen Druck gedehnt zu sein, in die Fläche.

Da auch bei Pollenkörnern Wachstumsvorgänge aufgefunden worden sind, die denen von Selaginella völlig entsprechen[20]), so handelt es sich offenbar um Erscheinungen, die bei der Entstehung von Fortpflanzungszellen weit verbreitet sind. Vegetative Zellen aber verhalten sich ganz anders. Bei ihnen wächst die Membran nur so lange in die Fläche, als sie mit Protoplasma in Berührung steht, und das Protoplasma pflegt, wenn es etwa durch Plasmolyse von der Membran getrennt ist, an seiner Oberfläche eine neue Membran auszuscheiden. Warum bei der Sporogenese von Selaginella und Isoetes Abweichungen von diesem sehr allgemeinen Verhalten stattfinden, ist noch nicht aufgeklärt. Weniger extrem ist das Verhalten der Sporenhäute in Beziehung auf den Turgordruck, denn es ist auch anderwärts beobachtet worden, daß ein verstärktes Flächenwachstum ohne Zunahme des Turgors stattfinden kann, und daß trotz Abnahme des Turgordruckes das Wachstum weitergeht. Das auffallendste Beispiel für ein Flächenwachstum ohne allen Turgordruck hat Raciborski[10]) bei Basidiobolus ranarum beobachtet. Hier zieht sich, nachdem die Endzelle eines Fadens eine gewisse Größe erreicht hat, das Protoplasma vom hinteren Ende der Zellwand zurück und bildet dann eine Querwand, die eine völlig inhaltsleere hintere Zelle von der plasmareichen Scheitelzelle trennt. Das Spitzenwachstum dieses Pilzes geht mit ungeminderter Geschwindigkeit auch in den Momenten vonstatten, in denen das sogenannte „Schrittwachstum" erfolgt. Es ist aber klar, daß von dem sich kontrahierenden Plasma kein Druck auf die Membran ausgeübt werden kann.

Auch hat Pfeffer[21]) gezeigt, daß das Wachstum der Membranen von Wurzelzellen fortdauert, wenn nach Herstellung einer geeigneten Widerlage der Turgordruck mehr und mehr von dieser getragen wird, die Zellhaut also schließlich ganz oder fast ganz entspannt ist. In Pfeffers Versuchen wurde diese Entspannung durch einen Gipsverband hergestellt, Kolkwitz aber zeigte, daß ähnliche Verhältnisse auch in der Natur vorkommen können; die

---

20) Beer 1906 Bot. Cbl. Beih. **19** I 288. Vgl. auch Strasburger 1907 Flora **97** 123.

21) Pfeffer 1893 Druck und Arbeitsleistung. Abh. math.-phys. Kl. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. **20**.

Zellen des Markes von Helianthus z. B. führen erst, nachdem sie durch die ausgewachsenen Gefäßbündel mehr oder minder entspannt sind, ihr Flächenwachstum zu Ende[22]).

Solche Erfahrungen machen es wahrscheinlich, daß auch in anderen Fällen die Rolle des Turgordrucks nicht eine einfach mechanische ist. Für eine plastische Dehnung ist ja freilich eine dehnende Kraft nötig, und diese kann nichts anderes sein, als der Turgordruck; beim Intussuszeptionswachstum aber ist eine Dehnung durch den Turgordruck ganz unnötig. Sie ist auch quantitativ geringfügig gegenüber den Molekularkräften, die z. B. beim Auskristallisieren eines Stoffes wirksam sind. So können in der Membran gewisser Zellen[23]) Kristalle von oxalsaurem Kalk sich bilden und vergrößern, wobei sie doch die Kohäsion der Membran zu überwinden haben. Mit solchen Prozessen wird man aber am ehesten das Wachstum durch Intussuszeption vergleichen dürfen. — Man sollte glauben, es könne keine Schwierigkeiten machen, über die Bedeutung des Turgordrucks auf experimentellem Wege ins reine zu kommen. Wenn wir eine turgeszente Zelle in osmotisch wirksame Lösungen setzen, so wird dadurch die Spannung der Membran vermindert; der darauffolgende Wachstumsstillstand ist aber keine rein mechanische Folge der Spannungsverminderung, sondern eine komplizierte Reizwirkung. Wir können ferner die Spannung einer Zellhaut steigern, wenn wir den osmotischen Wert des Außenmediums herabsetzen (z. B. bei Meeresalgen); aber auch in diesem Falle wirkt die Veränderung als Reiz, und das Wachstum steht still. In beiden Fällen wird nach einiger Zeit das Wachstum wieder aufgenommen, aber inzwischen hat auch schon eine Regulierung des Turgordruckes stattgefunden — kurz, es ist sehr schwierig, in experimenteller Weise die Beziehungen zwischen Wachstum und Turgordruck festzustellen; theoretisch aber kann man sagen, daß der Turgor, wenn er auch nicht direkt die Energie für das Wachstum liefert, doch nötig sein wird. Er kann z. B. „in analogem Sinne Bedingung für das Wachstum sein, wie die Wärme, von deren richtigem Ausmaß ja ebenfalls die Wachstumsfähigkeit abhängt“[24]). Darum braucht aber das Wachstum nicht dem Turgordruck proportional zu sein; in manchen Fällen scheint der Turgordruck mehr durch das Wachstum, als dieses durch den Turgordruck reguliert zu werden[25]).

Dickenwachstum. Neben oder nach dem Flächenwachstum pflegt Dickenwachstum der Membran zu erfolgen. Dabei handelt es sich sehr häufig um leicht nachweisbare Anlagerung von neuen Lamellen, also um Apposition. Diese Anlagerung führt, wenn sie nach Beendigung des Flächenwachstums fortdauert, zu einer Verkleinerung, ja sogar eventuell zu einem partiellen Verschwinden des Lumens. Dann findet das Wachstum gegen den Druck des Zellinhaltes statt. Es sind aber auch sicher beobachtete Tatsachen

---

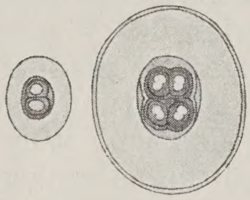
22) Kolkwitz 1896 Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. **1** 246. Heinich 1908 Jahrb. wiss. Bot. **46** 207.

23) Pfeffer 1892 (vgl. Anm. 17) 250. Müller 1890 Entstehung von Kalkoxalatkrist. in Zellmembranen. Diss. Leipzig.

24) Pfeffer 1892 (Anm. 17) 219.

25) Copeland 1896 Einfluß der Temperatur und des Lichtes auf den Turgor. Diss. Halle.

bekannt, die bezeugen, daß in durch Anlagerung entstandenen Lamellen, auch in solchen, die durch andere Schichten vom Protoplasma getrennt sind, nachträglich eine oft recht beträchtliche Dickenzunahme stattfindet; es kann demnach auch Dickenwachstum durch Intussuszeption erfolgen. Wir beschränken uns auf ein einziges Beispiel: die Zellwand von Gloeocapsa alpina[26]). Wenn die Zellen dieser Alge sich teilen, so wird eine neue Zellhaut um die Tochterzellen ausgeschieden. Die ursprüngliche Haut aber, die jetzt durch diese Neubildung vom Protoplasma getrennt ist, fährt fort, in Fläche und Dicke sich zu vergrößern, wie das die Fig. 8 zeigt. Die Messungen und Ueberlegungen von Correns haben ergeben, daß dieses Wachstum nur unter der Annahme von Einlagerung organischer Substanz verständlich wird. Man wird annehmen dürfen, daß nachträgliche chemische Veränderungen in Zellwänden sehr verbreitet sind[27]).



I *II*

Fig. 8. Gloeocapsa alpina nach Correns. *I* 2-zelliges Stadium. *II* 8-zelliges Stadium. Die äußerste Wandschicht (hell gehalten), die allen Zellen gemeinsam ist, wächst von Stadium *I* zu *II* noch ganz beträchtlich in die Dicke.

Nur selten bleibt eine stark verdickte Membran vollkommen homogen, meist sieht man konzentrische Schichten an ihr, die verschiedenen Ursachen ihre Entstehung verdanken können[28]). Es können nämlich die sukzessiven Lamellen deutliche chemische Unterschiede zeigen, oder sie können gleiche chemische Reaktionen geben, aber in der Quellungsfähigkeit (also im Wassergehalt) differieren. Im letzteren Fall hat die Schichtung dieselbe Ursache wie bei den Stärkekörnern, und sie ist auch ebensowenig wie bei diesen kausal völlig aufgehellt. Zu einem weiteren Eingehen auf Bau und Wachstum der Stärkekörner haben wir hier aber keine Veranlassung. Sie standen ja einst bei allen Diskussionen über Wachstum im Vordergrund, und sie werden von historischem Interesse bleiben, weil Nägeli an ihnen seine Theorie der Intussuszeption ausgeführt hat. Wir wissen heute, dank den Untersuchungen von Meyer und Schimper[29]), daß das Wachstum der Stärkekörner durch Anlagerung neuer Substanz von außen her geschieht, daß also die Vergrößerung der Stärkekörner in derselben Weise sich vollzieht, wie die eines Kristalles oder Sphärokristalles.

Das Dickenwachstum der Zellhäute erfolgt in vielen Fällen durch Apposition, ebenso gewiß kommen aber auch Vergrößerungen durch nachträgliche Einlagerungen vor, und vor allen Dingen darf man nicht glauben, daß in geschichteten Häuten jede Schicht einer apponierten Lamelle entspräche. Schichtung kann zweifelols noch nachträglich in ursprünglich homogenen Wänden auftreten[30]), doch fehlt uns zurzeit die Einsicht in die Ursachen

---

26) Nägeli 1858 Pflanzenphys. Unters. 2. Die Stärkekörner S. 281. Correns 1889 Flora **72** 298.

27) Wisselingh 1912 Zeitschr. f. Bot. **4**.

28) Correns 1891 Jahrb. wiss. Bot. **23** 254.

29) A. Meyer 1881 Bot. Ztg. **39** 841; 1895 Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena. Schimper 1881 Bot. Ztg. **39** 185.

30) Reinhardt 1905 Bot. Ztg. **63** (1) 29. Wisselingh 1912 Zeitschr. f. Bot. **4**.

der nachträglichen Stoffeinlagerung in die Zellmembran. Vielleicht ist die Kolloidchemie berufen, hier Wandel zu schaffen[31]).

Beendigung des Wachstums. Doch schon zu lange sind wir bei dem Wachstum der Zellhaut verweilt, obwohl wir viele einschlägige Fragen nicht einmal berührt haben. Nur noch einen Punkt wollen wir flüchtig behandeln, nämlich das Aufhören des Wachstums. Beschränken wir uns auf das Flächenwachstum, so können wir Zellen, die ohne äußere Störung theoretisch ewig weiterwachsen, von solchen, die nach einer bestimmten Zeit „ausgewachsen" sind, unterscheiden (vgl. S. 17). Die Frage, womit dieser Endzustand zusammenhängt, ist sehr verschieden beantwortet worden. Man wies z. B. auf die große Dicke, auf die abweichende chemische Beschaffenheit der ausgewachsenen Membran hin, man suchte rein mechanisch deren Wachstumsunfähigkeit zu erklären. Tatsächlich kann aber z. B. bei Anlage von Seitenzweigen oder nach Verwundungen auch eine „ausgewachsene" Wand von neuem in Wachstum übergehen, und wir sehen oft sehr derbwandige Zellen noch wachsen[32]), andererseits dünnwandige wachstumsunfähig bleiben. Es muß also vom Protoplasma her die Direktion zum Wachsen und zum Nichtwachsen ausgehen; die Wachstumsprozesse werden vom lebenden Organismus reguliert. Solche Regulationen treten uns überall entgegen, wo wir Wachstum und Gestaltung der Pflanze etwas näher ansehen. Ob dabei bestimmte Organe der Zelle, vor allem der Zellkern, eine besondere Rolle spielen, ist nicht sicher zu sagen. Es hat sich vielfach gezeigt, daß isolierte Protoplasmateile sich nur dann mit einer neuen Membran umgeben, wenn sie einen Kern enthalten; wird z. B. durch Plasmolyse der Protoplast einer Zelle in zwei Teile geteilt, so bildet sich nur um die kernhaltige Hälfte eine Wand. Es steht aber fest, daß in vielen anderen Fällen die Wandbildung vom Zellkern unabhängig ist[33]). — Auf eine besondere Aufgabe des Zellkerns bei der Membranbildung hat Haberlandt aus dem Umstand geschlossen, daß der Kern dem wachsenden Teil der Membran anliegt. Neben vielen Fällen, in denen das zutrifft, gibt es aber doch auch solche, in denen der Kern weit entfernt von der wachsenden Wand ist[34]); zudem können auch kernlose Zellen, wie z. B. die Borsten von Coleochaete und Bulbochaete, wachsen.

Blicken wir zurück, so müssen wir sagen, daß das Wachstum der Zellhaut in verschiedener Weise zustande kommt. Darum sind auch alle Theorien, die nur eine einzige Form des Wachstums zulassen wollen, zu verwerfen. Selbst in den Fällen, wo das Wachstum anscheinend rein mechanisch begreiflich erscheint, kommen wir ohne die komplizierte und im einzelnen nicht übersehbare Mitwirkung des Protoplasmas nicht aus. Das Protoplasma gibt den Anstoß sowohl zur Bildung wie zum Wachstum der Zellhaut und bestimmt

---

31) Wislicenus 1910 Zeitschr. f. Chemie u. Industrie d. Kolloide 6 Heft 1, 2.

32) Krabbe 1887 Jahrb. wiss. Bot. 18 346.

33) Lit. bei Küster 1908 Progr. rei. bot. 2 504. Acqua 1910 Annali bot. 8 43.

34) Haberlandt 1887 Funktion u. Lage des Zellkerns. Jena. Küster 1907 Fora 97 1. Windel (Beitr. z. allg. Bot. 1 45) bestätigt die Tatsache, daß bei den Wurzelhaaren der Kern weit von der wachsenden Haarspitze entfernt ist. Er glaubt, daß die lebhafte Protoplasmabewegung die Einwirkung des Kernes auf weitere Entfernung vermitteln könne.

endlich auch das Aufhören desselben. Das Protoplasma regelt auch die Höhe des Turgordruckes, der ja ohne Neubildung osmotischer Substanz bei jeder Vergrößerung der Zelle sinken müßte, und ebenso beeinflußt es die Dehnbarkeit der Zellhaut.

Zellteilung. Nicht überall, aber häufig, ist mit dem Wachstum der Zelle auch eine Teilung verknüpft. Es gibt Pflanzen (Siphoneen, Mucorineen), die eine beträchtliche Größe und komplizierte Gestalt erreichen und doch den Charakter einer einzigen Zelle beibehalten. Aber die große Mehrzahl der Zellen pflegt nach Erreichung einer bestimmten Größe eine Teilung durchzumachen. Dabei pflegen die ersten Veränderungen am Zellkern aufzutreten. Dieser macht eine sogenannte „indirekte" Teilung durch, d. h. er zerfällt unter sehr komplizierten Verlagerungen im Innern in zwei Tochterkerne. Dieser Vorgang wird hier als bekannt vorausgesetzt. Uns interessiert nur, daß neben den sogenannten Chromosomen auch die „Spindelfasern" auftreten, die am Schluß des Teilungsvorganges die beiden Tochterkerne verbinden und den Schauplatz für das Auftreten der neuen Zellhaut abgeben. In der Aequatorialebene der Teilungsfigur ent-

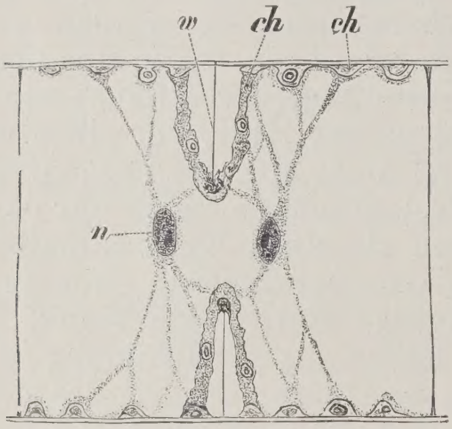


Fig. 9. Spirogyrazelle in Teilung. *n* Tochterkern, *w* Scheidewand, *ch* Chloroplast. Vergr. 230. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

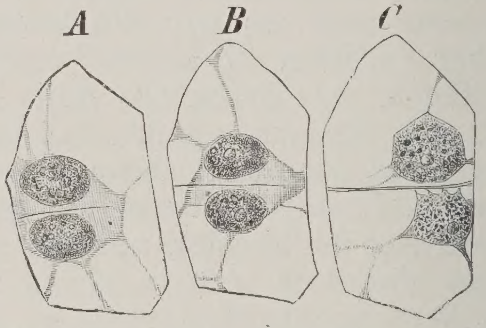


Fig. 10. Zelle von Epipactis palustris in drei verschiedenen sukzessiven Teilungsstadien. Vergr. 365. Nach Treub, aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

stehen nämlich knötchenartige Verdickungen der Spindelfasern, so daß die einzelnen Fasern an dieser Stelle schließlich einander seitlich berühren und eine protoplasmatische Wand, die sogenannte Zellplatte, bilden, die die ganze Spindel in der Mitte quer durchsetzt. Die Zellplatte spaltet sich dann in zwei Lamellen und zwischen denselben wird die Zellhaut ausgeschieden[35]).

Wenn nun, was häufig geschieht, die Kernspindel sich so verbreitert hat, daß sie den ganzen Querdurchmesser der Zelle einnimmt, dann wird auch die auftretende Zellhaut, indem sie sich rechtwinklig an die alte Membran ansetzt, mit einem Schlag die Zelle in zwei Hälften zerteilen können. Solche „simultane" Zellhautbildung tritt vor allem in schmalen Zellen auf, doch ist sie nicht auf diese beschränkt. In breiteren Zellen nimmt dann die Kernspindel zuvor den ganzen Raum der Zelle ein. Neben der simultanen findet sich aber auch eine succedane Wandbildung nicht selten, sei es nun, daß die Zellwand wie bei Spirogyra vom Rand der Mutterzelle aus

35) Strasburger 1898 Jahrb. wiss. Bot. 31 511.

allmählich wachsend die Gestalt einer Scheibe mit zentralem Loch hat und nach und nach dieses Loch verschließt (Fig. 9), oder daß die Wandbildung an einer bestimmten Stelle der Mutterzelle ansetzt und dann langsam bis zur gegenüberliegenden Seite fortschreitet (Fig. 10). Im letzteren Fall wandert die Kernspindel im selben Maße, als die Membranbildung sich vollzieht, durch die ganze Zelle hindurch. Nach Ausbildung der Wand verschwindet der Rest der Kernspindel in beiden Tochterzellen. In seltenen Fällen, wie bei Oedogonium, wandert die fertige Wand in der Zelle und wächst erst später am Rand mit der alten Zellhaut zusammen; in der Regel aber wird die Membran an der Stelle ausgebildet, wo sie dauernd bleibt.

2. Wachstum vielzelliger Organe.

Die bei der Zellteilung entstandenen Tochterzellen können sich entweder voneinander trennen, oder sie können miteinander verbunden bleiben. Trennen sie sich, so ist die betreffende Pflanze einzellig im wahrsten Sinne des Wortes, im anderen Fall entstehen Zellaggregate, die in Form von Zellfäden, Zellflächen und Zellkörpern aufzutreten pflegen, je nachdem das Wachstum in ein, zwei oder drei Richtungen des Raumes erfolgt. So lange nun alle Zellen eines solchen Aggregates unter sich gleich sind, und jede einzelne physiologisch vollkommen selbständig bleibt, ist der Unterschied zwischen Organismen, die in Form von solchen Aggregaten (Kolonien) erscheinen, und solchen, die streng einzellig sind, ein geringer, und zahllose Uebergänge kommen zwischen ihnen vor, ja es kann sogar ein und dieselbe Pflanze, je nach äußeren Umständen, einzellig oder koloniebildend auftreten.

Aber nicht immer sind die zwei Schwesterzellen morphologisch und physiologisch gleich, vielmehr treten uns, je höher wir in der Reihe der Organismen aufsteigen, desto mehr sichtbare Differenzen zwischen den einzelnen Zellen entgegen, denen Verschiedenheiten in der physiologischen Leistung entsprechen. Jetzt hat nicht mehr jede Zelle die gleiche Funktion; es ist eine „Arbeitsteilung“ eingetreten und diese bedingt es, daß die einzelnen Zellen ihre physiologische Selbständigkeit verlieren, in gegenseitige Abhängigkeit geraten, schließlich gar nicht mehr einzeln lebensfähig sind und nur im Verband zu einem „differenzierten“ Ganzen funktionieren können. Vor allen anderen Differenzierungen pflegt eine Trennung in wachstumsfähige Bildungszellen und ausgewachsene Dauerzellen einzutreten, und da die Bildungszellen nicht unregelmäßig zwischen den Dauerzellen gelagert sind, sondern im einfachsten Fall ein Ende des ganzen Pflanzenkörpers einnehmen, so hängt mit dieser ersten Differenzierung gewöhnlich auch die Ausbildung zweier Pole an der Pflanze zusammen, die Ausbildung von Basis und Spitze; freilich gibt es auch schon Einzelzellen mit polarem Bau. Solche Pflanzen sind dann zu im Prinzip unbegrenztem Wachstum befähigt, mit Driesch nennt man sie „offene“, d. h. weiter wachsende Formen. Im größten Gegensatz zu ihnen stehen die geschlossenen Formen der meisten Tiere.

Ein polarer Bau ist vor allem bei allen höheren Pflanzen, insbesondere bei den Kormophyten ausgebildet. Bei diesen wachsen

die beiden Glieder des Kormus, der Sproß und die Wurzel an ihrer Spitze weiter. Die Spitze, die demnach junge, wachstumsfähige, „embryonale“ Zellen führt, heißt auch „Vegetationspunkt“. Seine Aufgabe ist einmal die Verlängerung, sodann auch die Verzweigung des Kormus auszubilden. Jedes Glied, das man am ausgewachsenen Teil der Pflanze antrifft, ist also am Vegetationspunkt, zunächst in mikroskopischem Ausmaß, angelegt wodren, hat sich dann zu makroskopischen Dimensionen gestreckt und hat innerlich seine charakteristische Struktur ausgebildet. Die drei Stadien der Entwicklung, die man demnach bei den höheren Pflanzen unterscheiden kann, wurden von J. Sachs als 1) Stadium des embryonalen Wachstums, 2) Stadium der Streckung, 3) Stadium der inneren Ausbildung bezeichnet.

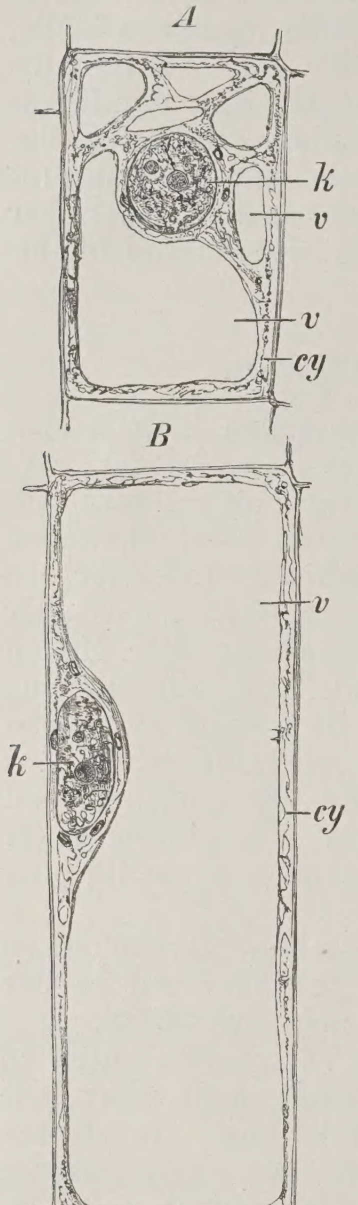


Fig. 11. Streckung der Zellen unter Zunahme der Vakuole. Vergr. 500. Aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“.

Das **embryonale** Wachstum vollzieht sich bei den höheren Pflanzen mit geringer Geschwindigkeit. Das ist begreiflich, denn hier entsteht vor allem Protoplasma. Das Protoplasma wird gewissermaßen im voraus gebildet und erlaubt dann eine rasche Streckung der Zelle ohne Neubildung dieser lebenswichtigsten Substanz. Dementsprechend sind die embryonalen Zellen des Vegetationspunktes dicht mit Protoplasma gefüllt.

Bei der **Streckung** findet eine Vergrößerung der Zellen besonders in einer Richtung statt, wobei vor allem Wasser aufgenommen wird. Und dieses Wasser bleibt dann nicht im Protoplasma verteilt, sondern es scheidet sich in den Vakuolen aus, die demnach mehr und mehr an Größe zunehmen (Fig. 11 *A*, *B*). Gleichzeitig erfährt die Zellhaut durch Flächenwachstum die nötige Verlängerung. Anfangs treten gewöhnlich noch Zellteilungen auf, später unterbleiben diese und die Zellen können sich leicht auf die mehrhundertfache Größe verlängern.

Es muß betont werden, daß in dieser Art des Wachstums nur eine von vielen bei der Pflanze vorkommenden Möglichkeiten geschildert ist. Es fehlt nicht an Beispielen, wo gerade an der Spitze das stärkste Wachstum erfolgt, und wo schon in ganz geringer Entfernung hinter ihr alles ausgewachsen ist.

Ein Beispiel ist S. 5 (Pilzhyphen) behandelt. Aber auch bei immerhin schon komplizierteren Vegetationspunkten kann Aehnliches eintreten. So hat z. B. die Alge Stypocaulon (Fig. 12) am Ende ihres Thallus eine einzige Zelle, eine sog. Scheitelzelle und in dieser erfolgt das ganze Wachstum und die ganze Verzweigung, während die Zellteilung dann in schon ausgewachsenen Segmenten dieser Scheitelzelle stattfindet.

Innere Ausbildung. Aus den Zellen des Vegetationspunktes gehen nun bei höheren Pflanzen Dauerzellen von differentem Aussehen und ungleicher Funktion hervor. Ihre Ausbildung erfolgt bei

den einzelnen Organen zu verschiedenen Zeiten. Während z. B. in einem sich streckenden Internodium die definitive Struktur zwar noch nicht vollendet, aber doch in ihren Grundzügen schon zu erkennen ist, pflegt sie sich in der Wurzel später, oft erst lange nach Vollendung der Streckung, auszubilden. Gewisse Elemente, nämlich solche mit sehr fester und nicht mehr wachstumsfähiger Membran, können naturgemäß erst nach Fertigstellung der endgültigen Länge auftreten, während umgekehrt die Gefäße gewöhnlich allen anderen Elementen vorauseilen. Da auch ihre Wandung nicht mehr oder nur beschränkt wachstumsfähig ist, so zeigen sie besondere Einrichtungen, die ihre passive Dehnung, schließlich freilich auch ihre Zerreißung, begünstigen. Ihr frühes Auftreten ist offenbar notwendig, weil schon das Wasserbedürfnis von Vegetationspunkten nur durch solche kontinuierliche Wasserbahnen gedeckt werden kann.

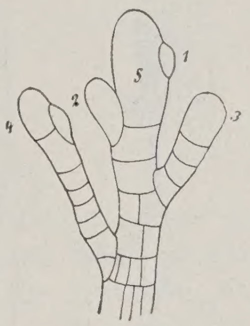


Fig. 12. Stypocaulon scoparium. *s* die Scheitelzelle, *1, 2. 3, 4* sukzessive ältere seitliche Ausgliederungen.

Beim Uebergang der embryonalen Zelle des Vegetationspunktes zur Dauergewebszelle bemerkt man Veränderungen in der Membran und im Inhalt der Zelle. Die Membran stellt durch Flächenwachstum die definitive Form der Zelle her, und sie erhält beim Dickenwachstum ihre Skulptur und ihre bestimmte chemische Beschaffenheit.

Zunächst hat uns die Form, der Umriß der Zellen zu beschäftigen. Waren sie am Vegetationspunkt annähernd isodiametrisch, so müssen sie mit dem Streckungswachstum längsgestreckt werden, wenn nicht durch fortwährende Querwandbildung die ursprüngliche Länge immer wiederhergestellt wird. Die relative Länge, d. h. das Verhältnis zwischen Länge und Durchmesser, kann noch durch mehrfache Längsteilungen gesteigert werden. Sehr häufig tritt dann ein Streben nach Abrundung der Zellen zutage; dabei werden Wände, denen eine Querwand unter 90° ansaß, derartig gebrochen, daß nunmehr 3 Wände unter 120° an einem Punkt zusammentreffen. Außerdem pflegt vielfach in Ecken, Kanten oder gar auf größere Ausdehnung eine Spaltung der Mittellamelle aufzutreten; so entstehen die meist lufterfüllten Interzellularen, die untereinander kommunizieren und eine hervorragende Wichtigkeit für den Gaswechsel der Pflanze besitzen. Alle diese Vorgänge der Abrundung sind vielleicht in erster Linie durch den Turgordruck im Zellinnern zu erklären, dem gegenüber sich die Zellwand passiv verhält[36]). Aber auch aktives lokalisiertes Membranwachstum ist ein mächtiger Faktor der Gestaltung. Wie aus den Epidermiszellen, so können gelegentlich auch aus inneren, an einen lufterfüllten Raum angrenzenden Zellen Ausstülpungen, Haare, hervorwachsen. Die Gefäßlumina können, durch Auswachsen der benachbarten Zellen, mit „Thyllen", die sich aneinander abplatten, ausgefüllt werden, und auch sonst können im Verlauf der Entwicklung eintretende Spalten (z. B. in zersprengten Sklerenchymringen) durch wuchernde Zellen geschlossen werden. Aber selbst im dichten Gewebeverband können einzelne Zellen lokales Flächenwachstum zeigen und sich z. B. mit ihrer Spitze zwischen

36) ZIMMERMANN 1893 Beitr. z. Morphol. d. Pflanzenzelle 1 209.

benachbarten Elementen durchdrängen, indem sie deren Mittellamelle zerspalten und auf den Membranen gleiten. Am deutlichsten sieht man ein derartiges Wachstum, das man mit Krabbe[37]) als *gleitendes Wachstum* bezeichnet, an den langgestreckten Elementen des Holzes der Bäume, die sich bei ihrem Spitzenwachstum nicht selten gabeln. Solange dieses Wachstum auf das *Ende* der Zellen beschränkt bleibt, ist es ohne weiteres verständlich; eine Lockerung des Gewebeverbandes tritt ja bei solchen ganz lokalen Membranspaltungen nicht ein. Nun ist aber das gleitende Wachstum offenbar sehr viel verbreiteter[38]), als man früher annahm, und in gewissen Fällen, wie am Ansatz der Aeste, muß das Gleiten der Zelle in *großer Ausdehnung* auf der Nachbarzellwand stattfinden; es müssen sich *ganze* Zellen zwischen zwei vorher im Kontakt befindliche Zellen hineindrängen. Da aber doch stets ein fester Zusammenhang zwischen den Elementen eines Gewebes erhalten bleibt, so versteht man nicht recht, wie das gleitende Wachstum zustande kommt. Diese Unklarheit kann uns aber an der Annahme des gleitenden Wachstums nicht irre machen. In der Tat sehen wir, daß auch Autoren, die sie früher bekämpft haben, jetzt für sie eintreten[39]).

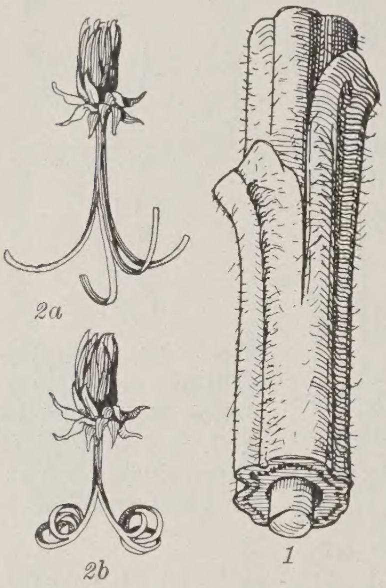


Fig. 13. *1* Sproß von Helianthus annuus nach Entfernung der Blätter; Mark mit dem Korkbohrer von der Peripherie getrennt. *2* Blütenstand von Taraxacum. Stiel der Länge nach übers Kreuz gespalten. *a* sofort nach dem Spalten, *b* nach Einlegen in Wasser.

Nach den Angaben von Nathansohn und Hallbauer[38]) käme ein gleitendes Wachstum nicht nur zwischen einzelnen Zellen, sondern auch zwischen ganzen Geweben vor. So soll an einer Wurzel, die zunächst eingegipst war, nach dem Entfernen des Gipses das zentrale und das periphere Parenchym lebhaft gewachsen sein, während die Netzgefäße unverändert blieben. Das Parenchym muß also auf dem Gefäßstrang gleiten. Solche Vorkommnisse sind aber offenbar nicht sehr häufig. Denn obwohl benachbarte Gewebe gar nicht selten eine große Differenz im Wachstumsbestreben aufweisen, so kommt es da doch nicht zu gleitendem Wachstum, sondern zu einer *Spannung*, die unter dem Namen „*Gewebespannung*“ bekannt und in lebhaft wachsenden, jugendlichen Geweben bei höheren und auch bei niederen Pflanzen (z. B. Hutpilzen) weit verbreitet ist.

Gewebespannung. Eine in wachsenden soliden Internodien bestehende *Längsspannung* läßt sich leicht demonstrieren, wenn man bei Sambucus, Dahlia oder Helianthus mit dem Korkbohrer das Mark von der Peripherie trennt. Nach Zurückziehen des Bohrers zeigt sich,

37) Krabbe 1886 Das gleitende Wachstum. Berlin.

38) Nathansohn 1898 Jahrb. wiss. Bot. **32** 671. Jost 1901 Bot. Ztg. **59** 1. Strasburger 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 493. W. Hallbauer 1909 Einfluß mechanischer Hemmung. Diss. Borna-Leipzig. Nordhausen 1912 Flora **105**. Klinken 1914 Bibl. botanica **84**. Neeff 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 225.

39) Haberlandt 1904 Physiol. Pflanzenanatomie, 3. Aufl. S. 70.

daß jetzt das Mark länger ist, als der peripherische Hohlzylinder (Fig. 13 *1*). Messung zeigt, daß der letztere sich verkürzt hat, während sich das Mark verlängert hat. Schneidet man aus einem solchen Internodium eine mittlere, einige Millimeter dicke Lamelle heraus, so kann man diese bequem der Länge nach in Streifen zerlegen, deren jeder nur aus einer bestimmten Gewebeart besteht. So läßt sich Epidermis, Rinde, Holz und Mark leicht voneinander trennen, und man kann auch durch Messung feststellen, um wieviel Prozent sich jedes dieser Gewebe verlängert oder verkürzt. Setzt man die ursprüngliche Länge = 100, so ergeben sich z. B. für Nicotiana tabacum[40]) folgende Dimensionsänderungen:

No. des Internodiums I = das jüngste	Längenänderung in Proz. Epidermis	Rinde	Holz	Mark
III—IV	— 2,9		— 1,4	+ 3,5
V—VI	— 2,9	— 1,3	— 0,8	+ 2,7
VII—IX	— 2,7	— 2,1	— 0,0	+ 3,4
X—XII	— 1,4	— 0,5	— 0,0	+ 3,4
XIII—XV	— 1,05	— 0,0	?	+ 4,0

Es zeigt sich also bei allen Geweben eine Verkürzung, nur das Mark verlängert sich. Das Mark war also im intakten Internodium komprimiert (positiv gespannt, Druckspannung), die übrigen Gewebe gedehnt (negativ gespannt, Zugspannung). Am weitesten geht die Dehnung in der Epidermis, schwächer ist sie in der Rinde, noch schwächer im Holzkörper. Gegenüber der Epidermis ist also die Rinde und gegenüber der Rinde das Holz positiv gespannt. Jede Schicht ist gegenüber der nächstinneren negativ, gegenüber der nächstäußeren positiv gespannt. Die obige Tabelle gibt ein Einzelbeispiel solcher Spannungen; zu ihrer Ergänzung sei aber noch nachgetragen, daß die maximale Rindenverkürzung nach Sachs 5,9 Proz., die maximale Markverlängerung 8,7 Proz. beträgt. — Daß die Gewebespannung eine Folge der verschiedenen Turgeszenz antagonistischer Gewebe ist, ergibt sich aus folgenden Versuchen.

Spaltet man einen Stengel durch zwei Längsschnitte übers Kreuz, so müssen die vier Teile sich notwendigerweise so krümmen, daß das Mark, seinem Expansionsbestreben folgend, zur Konvexseite wird. Macht man den gleichen Versuch mit einem hohlen Stengel, etwa dem Blütenschaft von Taraxacum (Fig. 13 *2*), so tritt die gleiche Krümmung ein, weil auch hier die peripherischen Gewebe negativ gegen die weiter innen liegenden gespannt sind. Bringt man nun einen solchen gespaltenen Stengel in Wasser, so nimmt die Krümmung zu, weil die Zellen sich jetzt voll mit Wasser sättigen und ihrem Ausdehnungsbestreben folgen können. Namentlich hohle Stengel machen dabei oft so starke Krümmungen, daß sie sich schraubig aufrollen müssen (Fig. 13 *2b*). Legt man umgekehrt den Stengel sofort nach der Spaltung in eine plasmolysierende Lösung, so geht die Krümmung zurück und geht sogar eventuell in eine schwache gegenläufige Krümmung über. Hat dagegen der gespaltene Stengel zunächst in Wasser gelegen und wird er dann erst plasmolysiert, so kann man die Krümmung nicht mehr ganz beseitigen, weil sie jetzt (wahrscheinlich durch Wachstum) fixiert ist.

40) Sachs Lehrb. d. Bot. 4. Aufl. 1874 S. 768.

Untersuchen wir nun die Verbreitung der Gewebespannung[40a]). In der geschilderten Weise tritt sie ebensogut in stark wachsenden Internodien wie in Blattstielen auf. Gehen wir von den in Streckung befindlichen Teilen nach dem Vegetationspunkt zu, so verschwindet die Spannung; sie beginnt erst mit der Gewebedifferenzierung. Ebenso fehlt sie den ausgewachsenen Teilen meist völlig[41]). Eine Ausnahme machen nur die sogenannten Gelenke bei manchen Blättern, so bei den Leguminosen und Oxalideen. Dies sind polsterartige Verdickungen, die man z. B. an der Blattbasis der Bohne gut erkennen kann (Fig. 14 *3*). Ein Querschnitt durch das Polster zeigt ein zentrales Gefäßbündel (*g* Fig. 14 *2*) umgeben von Parenchym. Schneidet man eine Längslamelle aus dem Polster, so tritt das Expansionsbestreben der Rinde gegenüber dem in Zugspannung befindlichen Gefäßbündel schon durch die Vorwölbung der ursprünglich geraden oberen und unteren Schnittflächen zutage (Fig. 14 *4*). Wird die Rinde vom Gefäßbündel getrennt, so krümmt sie sich konkav nach innen.

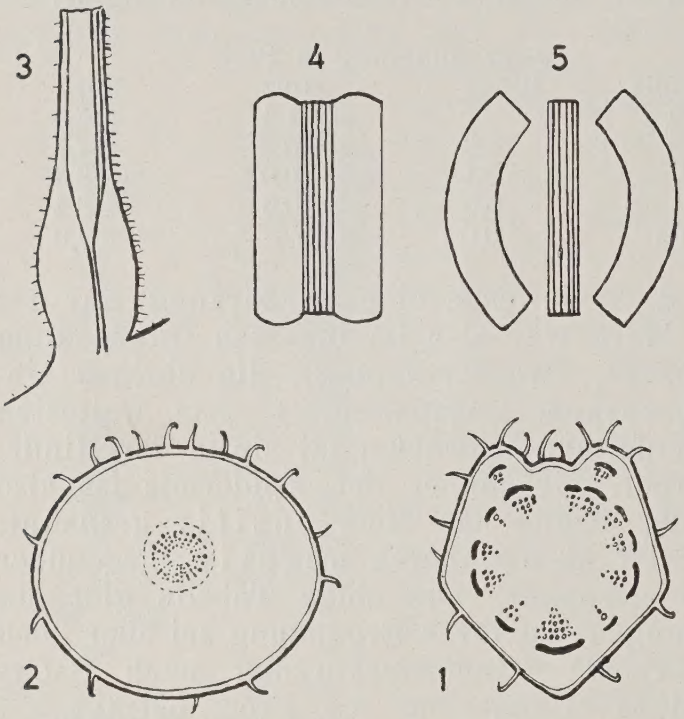


Fig. 14. *1* Querschnitt durch den Blattstiel der B u s c h b o h n e. *2* Desgl. durch das Gelenkpolster. *3* Längsschnitt durch das Gelenkpolster mit Übergang zum Blattstiel. *4* Mittlere Lamelle, in Wasser liegend. *5* Dieselbe nach Abtrennung der Rinde vom Leitbündel. *4* und *5* nach Sachs. Alles schwach vergrößert.

Auch in der Wurzel existiert in einiger Entfernung vom Vegetationspunkt eine recht beträchtliche Gewebespannung. An einer Längslamelle aus dem a u s g e w a c h s e n e n Teil bemerkt man Expansionsbestreben einmal im Zentrum, dann in der äußeren Peripherie. Die Cambiumzone ist negativ gespannt. Entsprechend fallen dann die Krümmungen aus, wenn die Lamelle in vier Teile zerschnitten ist (Fig. 15). Eine Folge des Kontraktionsbestrebens in der Cambialschicht ist die bekannte „Wurzelverkürzung“. In der Nähe des Vegetationspunktes zeigt die Gewebespannung keinerlei Gesetzmäßigkeit[42]).

Neben der Längsspannung ist eine Querspannung zu nennen, die sich vor allem an solchen Teilen der Pflanze zeigt, die sekundär in die Dicke wachsen. Entfernt man an einer Querscheibe die Rinde im Cambium und sucht sie dann wieder an ihre alte Stelle zu bringen, so zeigt sich, daß sie zu eng geworden ist; sie hat sich kontrahiert.

40a) Gr. Kraus 1867 Botan. Ztg. Schüepp 1917 u. 1919 Ber. Bot. Ges. **35** 703, **37** 217.

41) Ueber die Entspannung des Markes vgl. S. 11.

42) Pollock 1900 Bot. Gaz. **29** 25.

Zum Schluß bemerken wir, daß die Gewebespannung die Festigkeit der pflanzlichen Organe ganz beträchtlich erhöht. So wie in der Einzelzelle die vom Turgordruck bewirkte Spannung der Zellhaut eine größere Festigkeit bedingt, so muß auch die Gewebespannung wirken. Beim typischen Stengel entspricht das komprimierte Mark dem Zellsaft, die expandierte Rinde der Zellhaut der Einzelzelle. Es ist anzunehmen, daß in dieser Vermehrung der Festigkeit die Hauptbedeutung der Gewebespannung für die Pflanze liegt. Neben der Herstellung der definitiven Form der Zelle erfolgt auch eine Veränderung im Inhalt und der Membran. Diese Dinge sind in den Lehrbüchern der Botanik zu finden und können hier übergangen werden.

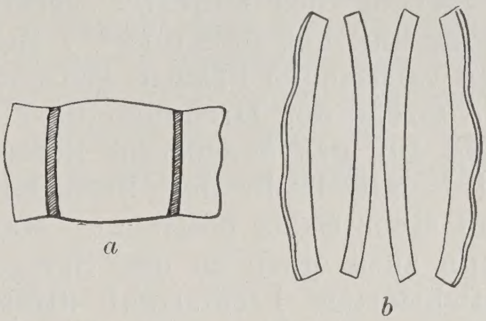


Fig. 15. **Wurzel von Dipsacus. Nach de Vries 1880 Landw. Jahrb. 9 37.** *a* **Mittlere Längslamelle,** *b* **desgl., etwas länger und dünner, durch Schnitte im Cambium und in der Mittellinie gespalten.**

3. Messung des Wachstums.

Zur Messung des Wachstums dienen verschiedene Methoden, von denen wir zunächst solche betrachten, die den Gesamtzuwachs eines Organes, vor allem seine Verlängerung, zu ermitteln suchen. Für gröbere Messungen genügt der Maßstab, mit dem man die Länge des Pflanzenorgans oder seinen Abstand von einer fixen Marke feststellt. Bei genaueren Messungen, besonders wenn diese in kurzen Zeitintervallen einander folgen, bedient man sich des Mikroskops und des Okularmikrometers. Handelt es sich um vertikal wachsende Gebilde, wie Wurzeln und Sprosse, so muß der Tubus des Mikroskops horizontal gelegt werden; für solche Zwecke hat man im Pfefferschen Horizontalmikroskop ein äußerst brauchbares Instrument. — Neben einer optischen kann man auch eine mechanische Vergrößerung der Zuwachse durch Hebelmechanismen vornehmen, um sich die Beobachtung zu erleichtern. Ein sehr einfaches derartiges „Auxanometer" haben wir in dem Sachsschen Zeiger am Bogen (Fig. 16). Eine leicht drehbare Achse trägt eine kleine Rolle *r* und einen langen Zeiger *z*, der an einer Skala spielt. Wird von der Spitze der Pflanze ein feiner Seidenfaden über die Rolle geführt und durch ein kleines Gewicht gespannt, so wird jede Verlängerung der Pflanze eine Drehung der Rolle bewirken, und diese wird durch die Bewegung der Zeigerspitze vergrößert. Dieses Instrument dient in erster Linie zur Demonstration in der Vorlesung. Die feineren Auxanometer, die zu wissenschaftlichen Untersuchungen Verwendung finden, beruhen auf ähnlichen Prinzipien, schreiben aber zugleich die Zuwachse der Pflanze selbsttätig auf. In Fig. 17 haben wir wieder eine Rolle, die dem gleichen Zwecke dient wie im „Zeiger am Bogen"; sie ist aber diesmal mit einer größeren Rolle verbunden, die ihre Bewegungen vergrößert wiedergibt. Der über die große Rolle laufende Faden trägt dann eine Schreibfeder, welche auf einem berußten rotierenden Zylinder das Wachstum der Pflanze

registriert. Derartig selbstregistrierende Auxanometer sind von Wiesner, Baranetzki und Pfeffer konstruiert worden[43]).

In manchen Fällen ist auch eine photographische Registrierung von großem Nutzen gewesen[44]); sie läßt sich mit beliebiger Vergrößerung des Objektes verbinden. Ein anderes Prinzip der Vergrößerung hat Seeliger[45]) angewandt: ein kleiner Spiegel wird von der wachsenden Pflanze gedreht; die Größe der Drehung, die ein Maß für das Wachstum liefert, wird mit Hilfe des Fernrohrs und einer Skala bestimmt. Man kann auch einen an dem Spiegel reflektierten Lichtstrahl direkt auf photographisches Papier einwirken lassen.

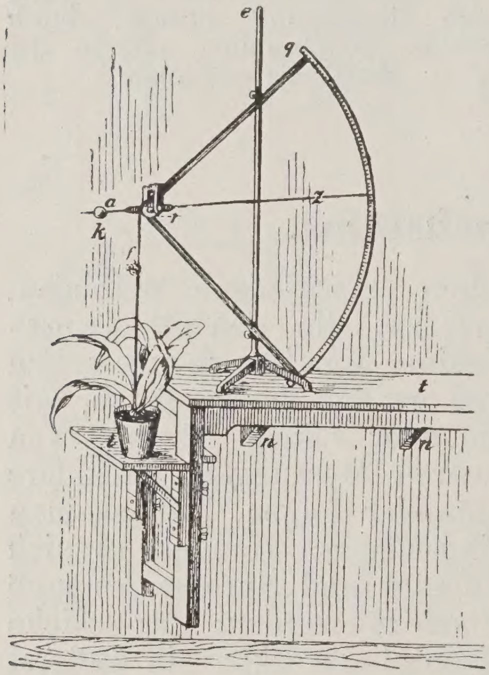


Fig. 16. Zeiger am Bogen. Aus Detmer, Kleines pflanzenphys. Praktikum, Jena 1903.

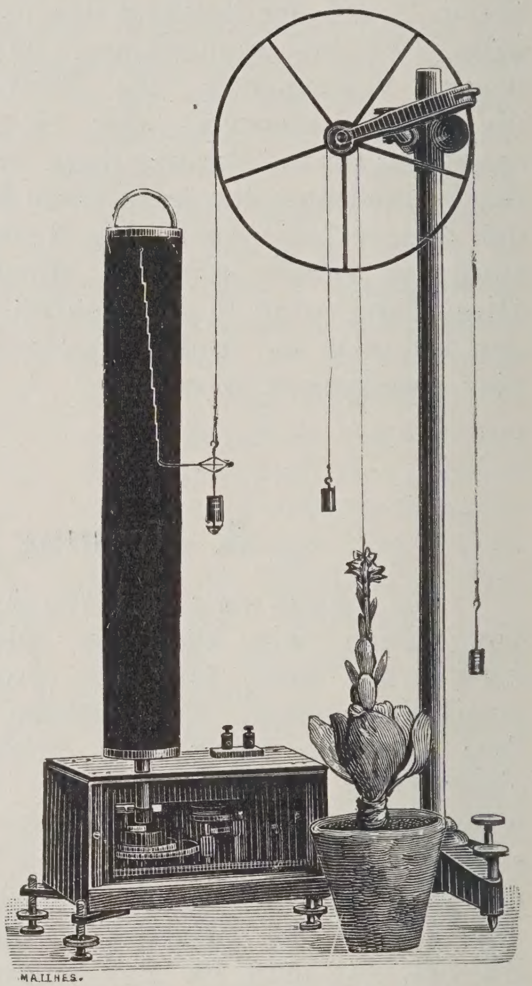


Fig. 17. Auxanometer nach Pfeffer. Konstruiert von Mechaniker E. Albrecht, Tübingen.

Handelt es sich nicht um den Gesamtzuwachs einer Pflanze, sondern um die Verteilung des Wachstums an ihr und um die Wachstumsgröße verschiedener Zonen, so muß man entweder durch natürliche Marken begrenzte Abschnitte makroskopisch oder mikroskopisch messen, oder man bringt zuvor künstliche Marken an (meistens Tuschestriche) und beobachtet deren Abstand.

Wurzel. Wir wollen nun die charakteristischen Züge des Wachstums bei der Wurzel und beim Sproß kennen lernen und bemerken zuvor nur noch, daß bei allen Wachstumsmessungen für möglichste Gleichmäßigkeit aller äußeren Faktoren, ganz besonders aber

---

43) Wiesner 1876 Flora **59** 467. Baranetzki 1879 Mém. de l'Acad. de St. Pétersbourg (7) **27** No. 2. Pfeffer 1887 Bot. Ztg. **45** 29.

44) Lundegårdh 1917. Lunds Univers. Årsskrift NF. Avd. 2 Bd. 13. No. 6.

45) Seeliger 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 81. Man vgl. auch Bose 1906 Plant response. New York u. Bombay.

der Temperatur gesorgt sein muß. Wir beginnen mit der Wurzel. Um sie bequem zu beobachten, kann man sie in Wasser wachsen lassen. Will man sie aber in ihrem natürlichen Medium verfolgen, so verwendet man mit Erde gefüllte Zinkblechkasten, die an einer Seite eine etwas geneigte Glasplatte tragen; man läßt die Wurzel dieser Platte entlang abwärts wachsen und beobachtet sie von außen. Sachs[46]) hat z. B. an einer Hauptwurzel der Keimpflanze von Vicia faba eine Zone dicht hinter dem Vegetationspunkt durch zwei feine Tuschestriche in der Länge von 1 mm markiert und fand, daß diese an aufeinanderfolgenden Tagen um die nachstehend verzeichneten Werte an Länge zugenommen hatte:

Tage:	1	2	3	4	5	6	7	8
Zuwachs in mm:	1,8	3,7	17,5	16,5	17,0	14,5	7,0	0

Die Größe des Zuwachses nimmt also anfangs langsam, dann schnell zu, hält sich eine gewisse Zeit lang auf der maximalen Höhe, um späterhin wieder zu fallen und endlich Null zu werden. Diese

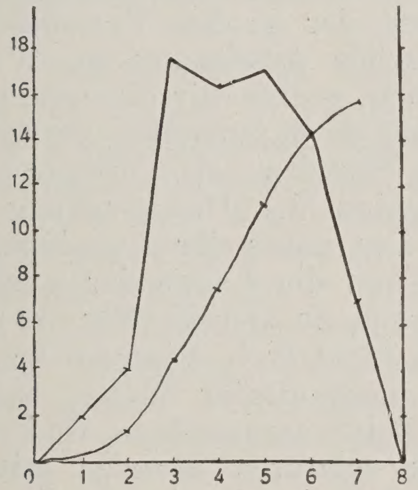


Fig. 18. Graphische Darstellung der Tabelle S. 23 oben. Abszisse: Tage; Ordinaten: für die Optimumkurve tägliche Zuwachse, für die S-Kurve die Gesamtgröße.

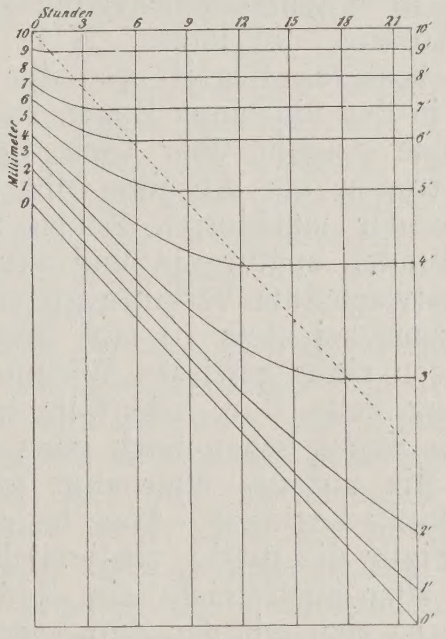


Fig. 19. Erklärung im Text.

Erscheinung, die überall, wo man Wachstumsmessungen gemacht hat, wieder gefunden wurde, ist von Sachs[47]) als die „große Periode des Wachstums" bezeichnet worden. — Stellt man sie graphisch dar, so wird man auf der Abszisse die einzelnen Tage, auf der Ordinate die an ihnen erzielten Zuwachse auftragen; man erhält dann eine sog. „Optimumkurve". Es ist aber auch — besonders in der Tierphysiologie — eine andere Methode der Darstellung üblich; man trägt als Ordinaten die Summe der erreichten Zuwachse, also die Gesamtgröße auf. Dann erhält man eine sog. S-Kurve[48]). Beide Darstellungen sind in Fig. 18 zu sehen.

Wir markieren nun auf einer Wurzel nicht nur eine solche Querzone, sondern mehrere, indem wir, am Vegetationspunkt (der

46) Sachs 1873 Arb. d. Bot. Inst. Würzburg **1** 385.
47) Sachs 1872 Arb. d. Bot. Inst. Würzburg **1** 99.
48) Vgl. über diese und ihre mathem. Behandlung Rippel 1919 Ber. Bot. Ges. **37** 169. Schüepp 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 193.

sich oft äußerlich von der Haube abhebt) beginnend, in je 1 mm Entfernung rückwärts dünne Tuschestriche machen. Bestimmt man dann am nächsten Tage den Zuwachs, so findet man, daß er bei den einzelnen Zonen gesetzmäßig verschieden ist. Einige Beispiele mögen das erläutern. Es sind im folgenden die einzelnen Zonen von der Wurzelspitze ab mit I, II, III etc. bezeichnet, und es wird der Zuwachs nach 22—24 Stunden in Millimetern angegeben (Mittelwerte aus mehreren Messungen).

	XII	XI	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I	Gesamtzuwachs
Vicia faba (SACHS[46])	0	0	0,2	0,6	0,7	0,8	2,0	3,5	6,5	8,0	2,5	1,0	25,8
Vicia faba (POPOVICI[49])	0,25	0,35	0,5	1,0	1,25	1,5	2,5	4,0	6,0	12,0	7,0	1,0	37,35
Phaseolus (POPOVICI[49])	0	0,25	0,25	0,35	0,6	1,0	1,5	3,0	5,0	7,0	16,0	1,0	35,95
Erbse (SACHS[46])	0	0	0	0	0	0,3	0,5	1,5	3,0	5,5	4,5	0,5	15,8

Es zeigt sich also in diesen verschiedenen Beispielen, daß nur einige wenige der Querzonen von 1 mm Länge in der Wurzel überhaupt in Wachstum begriffen sind, und von diesen ist die erste (I) am Anfang, die letzte (XII) am Ende der großen Periode. Um einen besseren Begriff von der periodischen Aenderung des Wachstums in den einzelnen Zonen zu bekommen, wollen wir die erste obenstehende Angabe über Vicia faba graphisch darzustellen versuchen. Wir tragen als Abszisse die Zeit in Stunden, als Ordinaten die Länge der markierten Zonen beim Beginn der Untersuchung und 22 Stunden später ein und versuchen nun unter der Annahme, das Gesamtwachstum verlaufe gleichförmig und die Länge der wachsenden Zone sei stets 10 mm, unsere Kurven zu ziehen (Fig. 19); sie sind von einer gewissen Willkürlichkeit nicht frei. Eine solche Darstellung zeigt nun jedenfalls in sehr anschaulicher Weise, wie die oberen Zonen schon nach ganz kurzer Zeit ausgewachsen sind, während die unteren überhaupt erst nach mehreren Stunden mit der Streckung beginnen. Man begreift so, daß eine bestimmte Zone, in der Figur die dritte, schließlich die größte Länge erreicht hat; man sieht aber auch leicht ein, daß die Lage der Zone mit maximalem Zuwachs sich mit der Zeit verschiebt und immer mehr an die Spitze rücken muß.

Um das noch näher zu erläutern, wollen wir die Fig. 19 auch zu Messungen benutzen und aus ihr die folgende Tabelle ableiten:

Die Zonen von je 1 mm haben die nachstehenden Längenwerte erreicht (mm):

Stunden:	0	3	6	9	12	15	18	21
X	1,0	1,2	ausgewachsen					
IX	1,0	1,5	ausgewachsen					
VIII	1,0	**1,8**	ausgewachsen					
VII	1,0	**1,8**	2,0	ausgewachsen				
VI	1,0	1,6	**2,8**	ausgewachsen				
V	1,0	1,2	**2,8**	**4,2**	4,6	ausgewachsen		
IV	1,0	1,1	1,4	3,2	**5,0**	**6,4**	ausgewachsen	
III	1,0	1,0	1,2	1,4	2,2	4,4	**6,8**	**8,6**
II	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,2	1,7	3,0
I	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,2	1,6

Es liegt also das Zuwachsmaximum nach 3 Stunden in der VIII. und VII. Zone, nach 6 Stunden in Zone VI und V; es rückt dann immer mehr vor, bis es in der 18. und 21. Stunde in Zone III gefunden wird. Läßt man

49) POPOVICI 1900 Bot. Cbl. 81 35.

also zwischen zwei Messungen noch mehr Zeit verstreichen, so findet man schließlich die maximale Verlängerung in der Zone I. Daß nun unsere graphische Darstellung gerade in diesem wichtigen Punkt der Lagenänderung der Zone maximalen Wachstums zutrifft, das geht mit Evidenz aus Messungen von Sachs[46]) hervor, von denen wir hier folgende erwähnen wollen:

Faba	Zuwachse in mm									
	X	IX	VIII	VII	VI	V	IV	III	II	I
in den ersten 6 Stunden	0,1	0,1	0,5	**1,0**	**1,0**	0,5	0,4	0,3	0,0	0,0
in weiteren 17 „	0,1	0,2	0,3	0,5	1,5	2,5	**4,1**	3,7	2,0	1,0
Faba										
nach 24 Stunden	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	**5,6**	4,5	1,8
nach 2×24 „	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	6,6	**15,0**	5,0
nach 3×24 „	0	0	0	0,4	0,5	1,5	3,0	6,6	17,0	**23,0**

Es leuchtet aber ein, daß dieses Vorrücken der Zone maximalen Zuwachses nach dem Vegetationspunkte ein scheinbares ist; wenn man die Beobachtung in kurzen Intervallen ausführen und jedesmal eine Neumarkierung vornehmen würde, dann müßte in den Messungen deutlich hervortreten, daß die Zone maximalen Wachstums stets die gleiche Entfernung von der Spitze hat. Man sieht hieraus, wie verkehrt es ist, bei der Bestimmung der „Maximalzone" längere Zeit zwischen zwei Beobachtungen verstreichen zu lassen.

Zusammenfassend können wir also sagen: die wachsende Region in der Wurzel ist auf einige Millimeter hinter dem Vegetationspunkt beschränkt. In dieser Wachstumszone macht jede einzelne Querscheibe eine große Periode des Wachstums durch; die dem Vegetationspunkt nächsten Zonen sind am Anfang, die entferntesten am Ende ihrer großen Periode.

Die Kürze der wachsenden Zone ist nun für die Wurzel von großer Bedeutung. Die Wurzel hat ja beim Eindringen in die Erde einen großen Widerstand zu überwinden, und man kann sie [Sachs[50])] mit einem Nagel vergleichen, der in ein Brett getrieben werden soll. So wie bei dem Nagel aber mit zunehmender Länge die Gefahr eines Verbiegens eintritt, so ist es auch mit der Wurzel; je kürzer das weiche, wachsende Stück, desto sicherer dringt sie ein. Wenn wir an das Eindringen der Wurzel in die Erde denken, dann erscheint uns auch die zugespitzte Form des von der Wurzelhaube bedeckten Vegetationspunktes zweckmäßig, und wir begreifen, warum die Seitenwurzeln erst in einiger Entfernung hinter der Spitze, also in längst ausgewachsenen und in der Erde ruhenden Wurzelpartien, zur Entfaltung kommen. Sie würden, wenn sie am Vegetationspunkt selbst entständen, dem Eindringen der Wurzel in den Boden Schwierigkeiten bereiten, oder sie müßten etwa eine Art von „Knospe" bilden — denn tatsächlich sehen wir ja auch Stammknospen, insbesondere bei Keimlingen und Rhizomen, die Erde durchbohren.

Wurzeln, die nicht in der Erde leben, vor allem die langen Luftwurzeln vieler Lianen und Epiphyten zeigen, wie schon Sachs fand und neuerdings mehrfach bestätigt wurde[51]), eine sehr viel größere Wachstumszone. So fand Blaauw z. B. bei Cissus eine Wachstumszone von 70—100 cm Länge. In dieser Beziehung

50) Sachs 1873 Arb. d. Bot. Inst. Würzburg **1** 424.
51) Went 1885 Annales Buitenzorg **12** 1. Linsbauer 1907 Flora **97** 272. Blaauw 1912 Annales Buitenzorg (2) **11** 266.

schließen sich solche Luftwurzeln an die Sprosse an, mit denen wir uns alsbald beschäftigen wollen.

Wir fragen zuvor nur noch, wie sich das Gesamtwachstum der Wurzel gestaltet, das aus der Summe der Zuwachse der einzelnen Zonen resultiert, und das auch äußerlich in dem Vorrücken der Wurzelspitze im Raum bemerklich wird. Wir nahmen oben an, es verlaufe gleichförmig, und deshalb haben wir die unterste Linie unserer Kurven (Fig. 19) als Gerade ausgezogen. In der Tat hat ASKENASY[52]) gezeigt, daß Maiswurzeln mit relativ sehr gleichförmiger Geschwindigkeit wachsen; er erhielt bei ungefähr $^1/_2$-stündigen Beobachtungen die folgenden, je auf eine Stunde berechneten Zuwachse:

Zuwachse in Mikrometerskalenteilen ($1 = ^1/_{21}$ mm)

Stunden	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Wurzel 1	34,0	27,0	30,0	29,5	36,0	35,0	38,0	31,0	33,5
Wurzel 2	32,5	34,5	37,9	34,5	33,0	33,6	33,0	—	—

Als relativ gleichförmig müssen diese Zuwachse deshalb bezeichnet werden, weil bei anderen Objekten zumeist sehr viel größere Schwankungen beobachtet werden, Schwankungen, für die irgendwelche Ursachen nicht bekannt sind, und die man „stoßweise Aenderungen des Wachstums“ zu nennen pflegt.

Daß auch das Gesamtwachstum der Wurzel eine „große Periode“ besitzt, kann man nicht erwarten. Nach Angaben von STREHL[53]), die auch in die NOLLsche Bearbeitung der Physiologie des Lehrbuches der Botanik für Hochschulen übergegangen waren, sollte die Hauptwurzel von Keimpflanzen eine typische große Periode aufweisen und nach 18—20 Tagen ihr Wachstum ganz einstellen. ERNST VOGT hat in meinem Institut vor 10 Jahren Keimwurzeln der Lupine in mehr als meterlanger Glasröhre in Erde kultiviert, so daß die Wurzel im Dunkeln, der Sproß am Lichte sich befand; eine gleichmäßige Temperatur konnte leider nicht hergestellt werden. Das Wachstum nahm anfangs zu; nach Erreichung eines Maximums fiel es wieder bis etwa auf 40 Proz. des Maximalwertes, aber selbst nach 51 Tagen wuchs die Wurzel noch um 15 mm im Tag. Die Abnahme des Wachstums erscheint begreiflich, nimmt doch die Entfernung der Wurzelspitze von den ernährenden Blättern immer mehr ab und wird die Konkurrenz um die Nährstofffe durch immer neu hinzu kommende Seitenwurzeln vermehrt. Wird die Kohlensäureassimilation durch Kultur im Dunkeln ganz aufgehoben, so ist das Wachstum der Hauptwurzel in 30 Tagen abgeschlossen, und wir erhalten eine typische große Wachstumsperiode. Bei STREHL ist demnach durch Entziehung der Nährstoffe (Kultur im Dunkeln und in Wasser) diese große Periode entstanden[53a]).

Im allgemeinen kann die große Periode nur bei Organen begrenzten Wachstums, also z. B. bei Blättern oder einer Querscheibe einer Wurzel, nicht aber bei der ganzen Wurzel erwartet werden.

Sproß. Der Vegetationspunkt des Sprosses[54]) ist umhüllt von Blättern, die ihm im Wachstum vorausgeeilt sind und so die „Knospe“ bilden. Bei vielen einjährigen Pflanzen und Stauden und bei manchen Bäumen findet am Vegetationspunkt den ganzen Sommer hindurch die Anlage neuer Blätter und der zugehörigen Stengelteile statt; sie gehen sofort nach ihrer Anlage in Streckung über. Anders bei den meisten Bäumen. Da werden innerhalb der Knospenschuppen im Laufe des Sommers und des Herbstes in langsamem embryonalem Wachstum sämtliche Sproßteile angelegt, die erst im nächsten Jahre „entfaltet“ werden; das embryonale und das Streckungswachstum

52) ASKENASY 1890 Ber. Bot. Ges. 8 61.
53) STREHL 1874 Unters. über Längenwachstum der Wurzel. Diss. Leipzig.
53a) Man vgl. auch PRIESTLEY u. PEARSALL 1922 Annals of bot. 36 225.
54) BERTHOLD 1904 Untersuchungen z. Physiologie d. pflanzl. Organisation 2 I. Leipzig.

sind hier zeitlich scharf getrennt. So sieht man z. B. im Herbst bei vielen Coniferen nach Entfernung der Knospenschuppen einen mehrere Millimeter langen grünen Kegel, der mit kleinen, schraubig angeordneten Auszweigungen bedeckt ist: es ist die Anlage eines ganzen Sprosses, der sich im nächsten Jahr im Laufe weniger Wochen streckt. Bei anderen Bäumen kehren dieselben Verhältnisse wieder, doch sind die Knospen meist nicht so leicht zu untersuchen, wie bei der Fichte. Die Streckung aber wird manchmal in sehr kurzer Zeit vollzogen, so z. B. bei der Buche in 8 Tagen[55]).

Die Fälle, in denen das Wachstum im wesentlichen nur in der Streckung der im vorigen Jahre angelegten Teile besteht, sind die einfacheren; aber auch da sind noch zwei Typen zu unterscheiden[56]). Es kann sich nämlich der ganze Sproß als einheitliche Masse verhalten und in allen Teilen annähernd gleichmäßig wachsen, oder er kann sich in wenig wachsende Knoten und stark wachsende Internodien gliedern. Als Beispiel für die ungegliederten Sprosse können die Coniferen dienen. Die Knospenachse der Fichte verlängert sich im Frühjahr zunächst in ihrer ganzen Länge gleichmäßig und wird so etwa fünfmal so lang, als sie im Winter war; auf diese Weise erreicht sie etwa

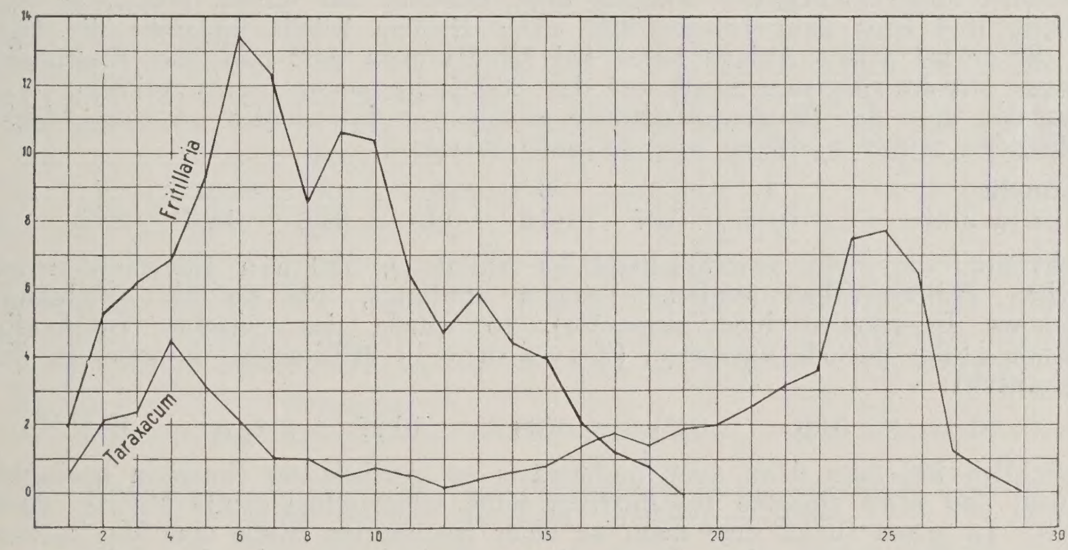


Fig. 20. Graphische Darstellung des Wachstums. Blütenschaft von Taraxacum. Nach Miyake[57]). Sproß von Fritillaria. Nach Sachs[47]). Die Abszisse gibt die Tage an, die Ordinaten das tägliche Wachstum in Millimetern.

$^1/_{10}$ ihrer definitiven Länge. Bei der ferneren Streckung bildet sich aber eine Zone maximalen Wachstums aus; diese liegt zuerst an der Basis des Sprosses und rückt allmählich nach der Spitze vor. Genauere Messungen dürften zeigen, daß jede einzelne Zone eines Fichtenzweiges bei der Streckung eine große Periode durchmacht und daß auch das Gesamtwachstum des Fichtenzweiges eine solche aufweist. In Fig. 20 ist die große Periode für die Entwicklung des Sprosses von Fritillaria graphisch dargestellt; die gleiche Figur zeigt aber, daß das Wachstum keineswegs immer in dieser Weise erfolgen muß. Die Blütenschäfte von Taraxacum[57]) z. B., die freilich nur ein einziges Internodium ausbilden, weisen zwei große Wachstumsperioden auf, die durch eine Wachstumsretardation getrennt sind; letztere fällt auf die Blütezeit, und mit Beginn der Fruchtbildung erfolgt dann erneutes Wachstum. Eine auffällige Analogie zu diesem Beispiel zeigt der einzellige Sporangienträger von Phycomyces[58]), der mit der Ausbildung des Sporangiums eine Wachstumshemmung erfährt und dann in die zweite große Periode eintritt, die eine viel ansehnlichere Streckung ergibt als die erste.

---

55) Büsgen 1916 Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen **48** 289.
56) Rothert 1894 Cohns Beitr. z. Biologie **7** 1.
57) Miyake 1904 Bot. Cbl. Beih. **16** 403.
58) Errera 1884 Bot. Ztg. **42** 497.

Vergleichen wir nun mit diesen Beispielen einen Laubbaum, etwa die Roßkastanie, so finden wir in dessen Knospenachse ebensoviele Wachstumszonen, als Internodien vorhanden sind, und diese sind durch die nicht oder wenig wachsenden Knoten voneinander getrennt. Jedes einzelne Internodium macht dann selbständig eine große Periode durch, aber über die Verteilung des Wachstums an ihm ist wenig bekannt.

Komplizierter wird die Sache, wenn der Zweig nicht nur Streckungswachstum bereits angelegter Teile hat, sondern wenn zu den schon vorhandenen fortwährend vom Vegetationspunkt her neue Stücke zukommen und in Streckung übergehen. Ist der Sproß ungegliedert, wie z. B. der von Asparagus, Linum, so dürfte sich das Wachstum wesentlich in der gleichen Weise vollziehen wie an der Wurzel: es ist eine einzige Wachstumszone vorhanden und in dieser ein einziges Maximum. Ein Unterschied gegenüber der typischen Wurzel liegt dann nur darin, daß die Wachstumszone viel länger ist. Wir kennen Sprosse mit wachsenden Zonen von 10 cm, ja selbst von 40—50 cm Länge; und in diesen langen Wachstumszonen liegt dann auch das Maximum in viel größerer Entfernung vom Vegetationspunkt als bei der Wurzel.

Als Beispiel für einen Sproß mit deutlicher Gliederung und mit fortwachsender Spitze können wir Chara oder Nitella betrachten[59]). Diese hochorganisierten Algen wachsen mit terminaler Scheitelzelle. Jedes aus der Scheitelzelle hervorgehende Segment zerfällt in zwei Zellen; die obere ist bikonkav und wird unter mehrfacher Teilung zum Knoten, die untere bikonvexe bleibt einzellig und wird zum Internodium. Der Knoten behält ungefähr die Länge bei, die er bei seiner Anlage hatte, bei Nitella etwa 0,02 mm, das Internodium dagegen streckt sich manchmal auf das 2000fache seiner ursprünglichen Länge. Betrachtet man die Längenverhältnisse sukzessiver Internodien an einem lebhaft wachsenden Sproß, so findet man folgende Werte:

Internodien	1	2	3	4	5	6	7	8
Länge in mm	0,02	0,07	0,16	0,45	3,33	14,6	33,5	35,0

Macht man die nicht unwahrscheinliche Annahme, daß ein Internodium nach gleichen Zeitintervallen ähnliche Längen annimmt, wie sie die aufeinanderfolgenden Internodien hier zeigen[59a]), so würde das einzelne Internodium folgende große Periode aufweisen (Zuwachse in Millimetern in gleichen Zeitabschnitten):

0,05	0,09	0,29	2,88	10,77	19,5	1,5

Tatsächlich hat man denn auch anderwärts an gegliederten Sprossen beobachten können, daß jedes einzelne Internodium seine selbständige große Periode durchmacht. In jedem findet man auch an einer bestimmten Stelle eine Maximalzone, und vermutlich rückt diese in ähnlicher Weise, wie wir das beim ganzen Fichtensproß notiert haben, von der Basis nach der Spitze fort oder umgekehrt von der Spitze nach der Basis. Es kommt aber nicht selten vor, daß die Stelle des Stengels, an der die Maximalzone sich zuletzt findet, nicht nur eine einfache Streckung vorhandener Zellen erfährt, sondern daß da für längere Zeit fortgesetzt Zellbildung und Zellstreckung eintritt. Es ist also in jedem einzelnen Internodium ein Stück von dem primären Vegetationspunkt übrig geblieben, und dieses funktioniert als interkalarer Vegetationspunkt weiter. Freilich läßt sich zwischen lokalisierter Streckung und interkalarem Vegetationspunkt keine sichere Grenze finden.

Es frägt sich nun, wie fällt der Gesamtzuwachs im Stengel aus, wenn er aus der Tätigkeit mehrerer selbständiger Wachstumszonen resultiert? Es ist bekannt, daß manchmal 3—4, in anderen Fällen aber auch bis zu 50 Internodien gleichzeitig in Streckung begriffen sind. Das Ergebnis ihrer Gesamttätigkeit kann eine einheitliche, gleichmäßige Wachstumskurve sein, es kann aber auch ganz anders ausfallen[60]). Wenn nämlich nur wenige Internodien in Streckung begriffen sind, dann kann es vorkommen, daß ein jüngeres Inter-

---

59) Askenasy 1878 Verhandlg. Naturw. Verein Heidelberg **2** 1.

59a) Askenasy l. c. Aehnliche Ueberlegungen für den Vegetationspunkt höherer Pflanzen bei Schüepp 1917 und früher. Ber. Bot. Ges. **34** 847.

60) Rothert 1894 Cohns Beitr. z. Biologie **7** 1.

nodium mit seiner Streckung erst einsetzt, nachdem das ältere dieselbe ganz oder fast ganz beendet hat, und dann bekommen wir ein periodisches Anschwellen und Abschwellen der Wachstumskurve, also „stoßweise Aenderungen", wie sie S. 26 schon berührt wurden. Solche sind überhaupt fast überall gefunden worden, sie verdanken aber zweifellos nicht nur der eben erwähnten Ursache ihre Entstehung. Sehr auffallend treten diese stoßweisen Aenderungen beim Wachstum von Bambusa[61]) auf, wie die folgende Kurve (Fig. 21) zeigt.

Blatt. Am Blatt endlich kann man schon während seines embryonalen Wachstums gewöhnlich zwei Partien unterscheiden, den Blattgrund und das Oberblatt. Aus dem Oberblatt geht die Spreite hervor, der Blattgrund wird entweder zu einer Blattscheide, oder er bildet nur die Ansatzfläche des Blattes an den Stamm, und diese kann im erwachsenen Zustand in Gestalt scharf differenzierter Ge-

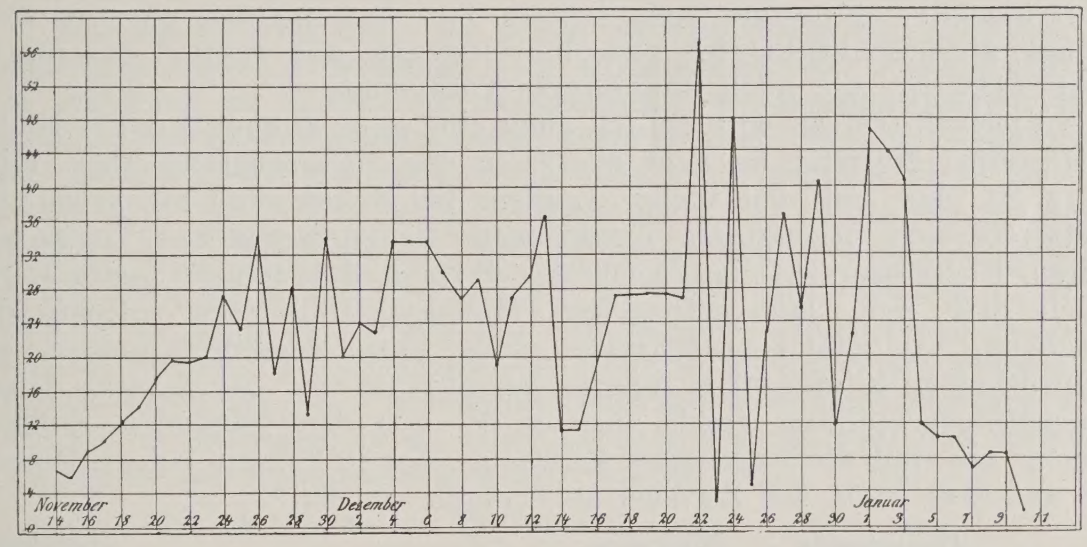


Fig. 21. Täglicher Zuwachs (cm) eines Bambushalmes in Buitenzorg vom 13. Nov. 1893 bis 10. Jan. 1894. Nach Kraus[16]).

bilde („Blattpolster") auftreten. Soweit der Blattgrund dem Stengel ansitzt, muß er auch dessen Streckungswachstum folgen, und so sehen wir den erwachsenen Stengel der Coniferen, besonders deutlich z. B. den der Fichte, mit den Blattpolstern dicht besetzt. Ueberall, wo die Blätter in der gleichen Weise dicht gedrängt angelegt werden, muß wohl der Blattgrund in ähnlicher Art dem Streckungswachstum des Sprosses folgen, wie bei den Coniferen. Freilich sieht man äußerlich sehr häufig nichts von ihm, insbesondere können ausgeprägte Polster ganz fehlen. Trotzdem wird eine eingehende Untersuchung dieselben wohl überall nachweisen, wo nicht von vornherein am Vegetationspunkt eine freie Stammoberfläche zwischen den Blattanlagen erhalten bleibt.

Zwischen Blattgrund und Spreite pflegt vielfach am erwachsenen Blatt noch ein sehr ausgeprägter Teil, der Blattstiel, aufzutreten, der ganz allgemein durch interkalares Wachstum einer Gewebezone von minimaler Ausdehnung zwischen Oberblatt und Blattgrund entsteht, und zwar erst, wenn das Oberblatt in seiner Entwicklung weit vorgeschritten ist. Das Wachstum des Oberblattes beruht anfangs

61) Gr. Kraus 1895 Annales Buitenzorg **12** 196.

immer auf Spitzenwachstum. Nur in einigen wenigen Fällen dauert aber das Spitzenwachstum längere Zeit fort, gewöhnlich ist es längst erloschen, noch ehe die Anlage aller Teile erfolgt ist, oder wenigstens ehe ihre Streckung beginnt. Unter den Filicineen sind bei Gleichenia und Lygodium Blätter mit eventuell mehrjährig tätigem apikalem Vegetationspunkt bekannt, und bei unseren gewöhnlichen Farnen mag es wohl vorkommen, daß am Vegetationspunkt noch neue Fiedern gebildet werden, während die basalen sich schon entfalten. Daß unter den Phanerogamen ähnliches zutrifft, könnte man nach den Mitteilungen Raciborskis[62]) vermuten, der bei gewissen Meliaceen (Guarea, Chisocheton) Blätter angibt, deren Spitze lange Zeit neue Blattfiedern produzieren soll. Nach Sonntag[63]) besitzt aber das Blatt von Guarea nur ein kurzes Scheitelwachstum, während dessen es eine beschränkte Anzahl von Fiedern anlegt, die sich teils in der ersten, teils auch erst in der zweiten Vegetationsperiode entfalten. Demnach fehlt also die vermutete Aehnlichkeit mit den Farnen, oder genauer gesagt, sie beschränkt sich auf eine langsame und rein akropetale Entfaltung, die auch anderwärts vorkommt.

Vielfach treffen wir freilich auch eine ganz andere Art der Blattentfaltung: die Spitze geht zuerst in den Dauerzustand über. Dies ist z. B. der Fall bei vielen Lianen, bei denen eine oft besonders gestaltete und besonderen Funktionen dienende Spitze [Vorläuferspitze, Raciborski[62])] lange vor der übrigen Blattlamina fertig wird. Auch bei den langgestreckten Monokotylenblättern pflegt die Streckung basipetal vorzuschreiten, meist unter Ausbildung eines ausgesprochenen interkalaren Vegetationspunktes an der Basis. Diese Wachstumsverteilung ergibt sich z. B. aus den folgenden Zahlenreihen; sie sind die 14-tägigen Zuwachse der je 2,5 mm langen Zonen, die auf dem Blatt der Zwiebel abgetragen wurden[64]).

	Blattscheide		Blattbasis						Blattspitze
Zone	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Zuwachs	7,9	26,4	25,1	48,1	30,1	19,0	16,7	10,4	1,4

Interkalare Wachstumszonen finden sich überhaupt bei Blättern sehr häufig; wir können aber den Einfluß, den sie auf die Blattgestaltung nehmen, hier nicht schildern und verweisen auf die morphologische Literatur, insbesondere auf Goebel, Organographie.

Während ihres embryonalen Wachstums nehmen die Blätter besondere Gestaltungen an, die teils mechanisch, teils auch biologisch verständlich sind. Wenn im einfachsten Fall das Blatt durch verstärktes Wachstum auf der Unterseite sich schützend über den Vegetationspunkt herübergekrümmt hatte, so muß diese Krümmung bei der Streckung durch vermehrtes Wachstum der Oberseite wieder ausgeglichen werden. Solches ungleichseitiges Streckungswachstum findet sich aber nicht nur, wenn es gilt, von früher her bestehende Krümmungen, Faltungen etc. auszugleichen, sondern es tritt gar nicht so selten auch bei ungekrümmten Anlagen auf, verwandelt also gerade Anlagen in gekrümmte Dauerformen. Daß nun die Wurzelspitze oder das Sproßende nicht geradlinig, sondern auf gekrümmter Bahn durch den Raum geschoben wird, das sieht der Physiologe öfter,

62) Raciborski 1900 Flora **87** 17.
63) Sonntag 1887 Jahrb. wiss. Bot. **18** 236.
64) Stebler 1878 Jahrb. wiss. Bot. **11** 47.

als ihm lieb ist; denn solche, aus kleinen Unregelmäßigkeiten im Wachstum verschiedener Flanken resultierende Krümmungen, die man als Nutationen bezeichnet hat, wirken häufig bei Versuchen recht störend.

Zuwachsgröße. Fragen wir nun, wie groß eigentlich die Zuwachse sind, die man bei Pflanzen beobachtet hat, so lautet die Antwort: außerordentlich verschieden. Es hat deshalb nur Sinn, einige Beispiele besonders großen Zuwachses anzuführen. Wir stellen im folgenden für einige Pflanzen die maximalen Zuwachse in einer Minute zusammen:

Dictyophora (Pilz)[65])	5 mm
Staubgefäße von Gramineen[66])	1,8 „
Bambusa[67])	0,4 „
Coprinus (Pilz)[68])	0,225 „
Botrytis (Pilz)[69])	0,034 „

Das sind Zuwachse, von denen es wenigstens die größeren ermöglichen, ohne Anwendung des Mikroskops ein Fortrücken des Pflanzenteils im Raum zu beobachten. Wissenschaftlichen Wert können aber diese Angaben nicht beanspruchen, denn die eigentliche Wachstumsgeschwindigkeit, d. h. der Zuwachs der Längeneinheit in der Zeiteinheit, wird durch sie nicht zum Ausdruck gebracht. Bei Bambusa ist die wachsende Zone sehr groß (mehrere Zentimeter), bei Botrytis ist sie nur 0,02 mm lang; wenn also erstere einen 10mal so großen Zuwachs in der Minute erfährt als die letztere, so ist doch ihre Wachstumsgeschwindigkeit eine viel geringere. Zur Charakterisierung der Wachstumsgeschwindigkeit sind demnach prozentische Angaben nötig. Die folgende Tabelle gibt den Zuwachs in Prozent der Wachstumszone pro Minute[70]):

Pollenschläuche von Impatiens Hawkeri	220 Proz.
„ „ „ Balsamina	100 „
Mucor stolonifer, Hyphen	118 „
Botrytis „	83 „
Gramineenstaubgefäße	60 „
Bambusasproß	1,27 „
Bryoniasproß	0,58 „

Man kann auch die Zeit angeben, welche nötig ist bis zur Erreichung eines bestimmten Zuwachses, z. B. von 100 Proz. (= Verdoppelung der Länge).

1. Botrytis	1	Minute
2. Bakterien	20—30	Minuten
3. Gramineenstamina	2—3	„
4. Fabawurzel	ca. 180	„

Aus der Wachstumsgeschwindigkeit und der Größe der wachsenden Zone kann man die definitive Verlängerung eines Pflanzenteiles erst dann bestimmen, wenn man auch die Wachstumsdauer

65) A. Möller 1895 Schimpers bot. Mitt. aus d. Tropen **7** 119. Jena.
66) Askenasy 1879 Verhandlg. naturw. Verein Heidelberg **2**.
67) Gr. Kraus 1895 Annales Buitenzorg **12** 196. Smith 1906 Annals of the bot. Gardens Peradeniya **3** (2) 303.
68) Brefeld 1877 Untersuchungen aus d. Gesamtgebiete d. Mykologie **3** 61.
69) Reinhardt 1892 Jahrb. wiss. Bot. **23** 479.
70) Büchner 1901 Zuwachsgröße und Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen. Leipzig.

kennt. Durch die Variation dieser Faktoren ist die Größe der Pflanzen bestimmt, die, wie jedermann weiß, zwar in mannigfacher Weise von äußeren Faktoren abhängt, aber doch eine spezifisch verschiedene ist. Draba verna erlangt im Laufe einer Vegetationsperiode Dimensionen von einigen Zentimetern, Ricinus oder Helianthus annuus ist nach Metern zu bemessen; Calluna vulgaris bleibt im Laufe von Jahrzehnten ein kleiner Strauch, während Eucalyptus und Sequoiabäume über 100 m hoch werden können. Eine bestimmte Größe gehört so gut zu den spezifischen Eigenschaften eines Organismus wie seine Blattgestalt etc.; auch ist die ganze Organisation der Pflanzen derart, daß sie nur mit einer gewissen Größe verträglich ist. Das hat SACHS[71]) in überaus anziehender Weise auseinandergesetzt, indem er zeigte, was für ein unmögliches Mißgebilde etwa eine Marchantia sein würde, die in allen ihren Teilen 50mal vergrößert oder verkleinert wäre.

Wir haben uns bis jetzt darauf beschränkt, die Streckung der am Vegetationspunkte angelegten Teile in der Längsrichtung zu betrachten[72]). Jede mikroskopische Untersuchung zeigt aber, daß auch ein Dickenwachstum stattfindet. Der Durchmesser der fertigen Wurzel, des fertigen Stengels z. B. ist größer, oft beträchtlich größer als unmittelbar am Vegetationspunkt. Das geht aus jeder Abbildung eines Vegetationspunktes hervor, die nach unten zu eine Zunahme des Durchmessers der periklinen Zellreihen zeigt. Das Dickenwachstum ist viel weniger eingehend untersucht worden als das Längenwachstum, doch sind alle wesentlichen Züge, die wir beim Längenwachstum kennen gelernt haben, auch bei ihm wiedergefunden worden. Vor allen Dingen hat man auch eine ausgesprochene „große Periode“ konstatiert. Im übrigen unterscheidet man auf Grund der anatomischen Verhältnisse ein primäres und ein sekundäres Dickenwachstum. Das primäre ist von allgemeinster Verbreitung und beruht auf der Vergrößerung aller lebenden Zellen, insbesondere der Parenchymzellen, wobei anfangs noch Zellteilung eintritt, die späterhin unterbleibt. Nicht selten dauert das primäre Dickenwachstum auch nach Vollendung des Längenwachstums noch einige Zeit fort, bei verholzenden Trieben hört es aber mit Ausbildung eines geschlossenen Holzringes auf[73]). Viele Pflanzenorgane, die gerade in der Querrichtung beträchtliche Dimensionen aufweisen, so z. B. viele Früchte, Knollen etc., dürften durch ein solches primäres Dickenwachstum ihre Form erhalten. In gewissen Pflanzengruppen, vor allen Dingen bei den Dikotylen und Gymnospermen, findet sich aber noch ein anderer Modus des Dickenzuwachses, der als sekundäres Dickenwachstum bezeichnet wird, und durch den die Jahre und selbst Jahrhunderte fortdauernde Verdickung von Stamm und Wurzel bewirkt wird. Der Unterschied zwischen primärem und sekundärem Dickenwachstum liegt jedoch nicht etwa in der Dauer, denn bei den

71) SACHS 1893 Flora **77** 49.

72) BERTHOLD (1904 Unters. z. Phys. der pflanzl. Organisation **2** I) hat neben der Streckung auch eine „Dehnung“ als charakteristische Wachstumsperiode hervorgehoben. Er versteht darunter die „Aufblähung“, die manche Parenchymzellen des Blattes, der Wurzel und der Stammrinde erfahren, nachdem das ganze Organ in der Längsrichtung ausgewachsen ist.

73) SCHELLENBERG 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 8. URSPRUNG 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 297.

Palmen (und wohl auch bei den Baumfarnen) kennen wir ein viele Jahre andauerndes primäres Streckungswachstum; vielmehr ist das sekundäre Dickenwachstum dadurch ausgezeichnet, daß es von einer als Cambium bezeichneten Interkalarzone, einem besonderen Vegetationspunkt, vermittelt wird.

Zum Schluß ist noch auf Beziehungen zwischen Längenwachstum und Dickenwachstum aufmerksam zu machen. Bei raschem Längenwachstum kann eine Abnahme des Durchmessers, beim Dickenwachstum eine Abnahme der Länge eintreten. Eine freilich nur unbedeutende Verringerung des Durchmessers gibt z. B. ASKENASY[74]) für die Gramineenfilamente an, die sich im Laufe einer Viertelstunde durch Wasseraufnahme auf ihre 4-fache Länge strecken. Der umgekehrte Prozeß findet sich jedenfalls sehr viel häufiger; er wurde von BERTHOLD[75]) bei Antithamnion gefunden, und er ist bei den Wurzeln sehr verbreitet; bei diesen[76]) folgt unmittelbar auf die starke Längsstreckung, unter Dickenzunahme wieder eine Abnahme der Länge um 10—70 Proz. Diese Abnahme kommt durch Formänderung gewisser, nicht aller Zellen zustande. Durch die übrigens noch nicht genügend aufgeklärte Tätigkeit der aktiven Zellen werden andere Gewebe, so die Rinde und die Gefäße, die sich nicht verkürzen können, in Falten gelegt. — Die Bedeutung dieser Wurzelkontraktion ist eine sehr große. Sie bewirkt es z. B., daß die Blätter vieler „Rosettenpflanzen" trotz des andauernden Längenwachstums des Stammes doch immer dem Boden angedrückt sind, sie bedingt und reguliert das Eindringen vieler Knollen und Zwiebeln in eine bestimmte Tiefe der Erde, sie erhöht schließlich auch die Befestigung der Pflanze im Boden, da durch straffe Wurzeln eine größere Stabilität erzielt wird als durch schlaffe.

---

2. Kapitel.

Ursachen des Wachstums.

Jeder, der aufmerksam beobachtet, hat wohl schon bemerkt, daß die Gestalt einer Pflanze veränderlich ist. Dabei kann freilich eine Täuschung unterlaufen: Die beobachteten Differenzen können daher rühren, daß die beiden verglichenen Pflanzen in Wirklichkeit gar nicht der gleichen Art angehören, sondern von Haus aus verschieden sind. Ein solcher Irrtum aber läßt sich durch einen Versuch leicht ausschließen. Wenn wir z. B. ein Exemplar von Polygonum amphibium in zwei Stücke schneiden, und das eine in Wasser, das andere auf dem Land kultivieren, dann erhalten wir zwei Formen, die so verschieden sind, daß man zwei verschiedene Arten vor sich

74) ASKENASY 1879 Verhandlg. naturw. Verein Heidelberg **2**.
75) BERTHOLD 1882 Jahrb. wiss. Bot. **13** 607.
76) DE VRIES 1880 Landw. Jahrb. **9** 37. RIMBACH 1897 FÜNFSTÜCKS Beitr. z. wiss. Bot. **2** 1. Vgl. auch NORDHAUSEN 1912 Flora **105** 101. SIMON 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 81.

zu haben glaubt. Ganz allgemein können manche Pflanzen durch abnorme Lebensbedingungen so sehr verändert werden, daß nicht nur ein einzelnes Glied von ihnen anders aussieht, als wir es in der Natur zu sehen gewohnt sind, sondern daß ein Entwicklungsgang eingeschlagen wird, der die Pflanze geradezu unkenntlich macht.

Gestalt und Entwicklung der Pflanzen ist also nicht ein für allemal gegeben. Was wir als „typische“ Gestalt und „normale“ Entwicklung bezeichnen, ist nur ein Fall von vielen. Die Ursachen der Entwicklung, der „normalen“ wie der „abnormen“, zu ergründen, ist die Aufgabe der Entwicklungsphysiologie, der Lehre vom Formwechsel.

Einteilung der Ursachen der Entwicklung. Wie bei anderen Vorgängen in der Pflanze kann man auch beim Formwechsel zwei Gruppen von Ursachen unterscheiden: innere Ursachen, die vom Organismus ausgehen, und äußere, die von der Außenwelt herrühren. Jede Entwicklung ist von einer Mehrzahl von Bedingungen abhängig, und immer wirken innere und äußere Ursachen gleichzeitig auf die Pflanze ein[1]). Aus diesem Grund hat man die Pflanze häufig mit einer Maschine verglichen.

Auch in unseren Maschinen kommt die Leistung nur durch Wechselwirkung zwischen inneren und äußeren Ursachen zustande. Die spezifische Leistung der Maschine hängt von der Anordnung ihrer Teile ab, und nur wenn diese Teile planmäßig ineinander greifen, können sie richtig funktionieren. Soll aber die Maschine Arbeit leisten, so dürfen die äußeren Faktoren nicht fehlen; so muß z. B. in der Dampfmaschine der Dampf mit einer gewissen Spannung in den Kolben eintreten. — Auch wenn man die Bedeutung der Außenfaktoren im einzelnen betrachtet, kann man den Vergleich zwischen Organismus und Maschine aufrecht erhalten.

In der Pflanze wie in der Maschine kann man[2]) einmal solche Faktoren unterscheiden, die direkt die Energie für die geleistete Arbeit liefern, und daneben andere, die man als Auslösungen bezeichnet. Die Oeffnung des Hahnes, der den Dampf in die Maschine einströmen läßt, ist eine solche Auslösung; ebenso das Abdrücken eines Gewehres. In beiden Fällen leistet der Fingerdruck, der aufgewendet werden muß, nicht die Arbeit; er löst nur eine präexistierende Energie aus, er läßt vorhandene Energie Arbeit leisten. Die Arbeit wird im einen Fall von der Spannung des Dampfes, im anderen von der chemischen Spannkraft des Pulvers getan. In der Pflanze sind nur wenige Fälle bekannt, in denen ein äußerer Faktor direkt die Energie für das Geschehen liefert; in weitaus den meisten Fällen wirkt die Außenwelt nur auslösend — als „Reiz“, wie man zu sagen pflegt[3]) — und die Arbeit wird durch Energien getan, die im Pflanzeninnern gespeichert sind. Eine direkte Folge von Druck liegt z. B. vor, wenn eine Wurzel in enger Spalte wachsend einen elliptischen anstatt einen kreisförmigen Durchschnitt erhält; eine Reizwirkung mechanischer Kräfte finden wir dagegen an den Ranken von Ampelopsis, die nach Be-

1) Cl. Bernard Leçons sur les phénomènes de la vie. Paris 1878.
2) Vgl. Pfeffer Physiologie II S. 85.
3) Pfeffer 1893 Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verhandlg. d. Gesellschaft deutscher Naturf. u. Aerzte.)

rührung mit einem festen Substrat, durch kambiale Tätigkeit, durch Wucherung der Rinde und der Epidermis einen „Haftballen“ erzeugt, der sich allen Unebenheiten des Substrates anlegt und durch Sekretausscheidung mit diesem verkittet wird. Besonders häufig kommt es in der Pflanze vor, daß eine ausgelöste Bewegung eine zweite auslöst etc., und daß zwischen der sichtbaren Auslösung und dem sichtbaren Erfolg eine ganze Kette von Zwischenreaktionen liegt, ähnlich wie beim Gewehr zwischen dem Abdrücken und dem Einschlagen der Kugel ins Ziel. Die Pflanze ist also in gewissem Sinn „geladen“; sie ist vorbereitet, auf einen Anstoß hin ihre eigene potentielle Energie in Bewegung umzusetzen.

Unter den Reizen können wir eine erste Gruppe als formale Bedingungen bezeichnen; sie sind absolut unentbehrlich, damit überhaupt eine Entwicklung an der Pflanze eintritt, sie sind die allgemeinen Lebensbedingungen. Daneben gibt es auch Reize, die entbehrlich sind, die aber oft einen sehr großen Erfolg haben, wenn sie die Pflanze treffen. Alle Reize können entweder nur eine Beschleunigung oder Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit herbeiführen, und dann ist ihre Bedeutung eine ephemere; oder sie lenken Wachstum und Gestaltung in bestimmte Bahnen (formative Reize), indem sie entweder nur die Größe und die Zahl, oder auch die Stellung, Symmetrie, Richtung und Polarität der Organe beeinflussen. In einfachen Fällen bringen sie nur quantitative, in komplizierten Fällen aber auch qualitative Erfolge hervor.

Diese ganze Vorstellung von der Reizwirkung der Außenfaktoren hat sich zunächst auf einem ganz anderen Gebiet, nämlich bei den Bewegungserscheinungen, entwickelt und ist dann auf den Formwechsel übertragen worden. Heute wird von den verschiedensten Seiten Sturm gelaufen gegen den „Reiz“-begriff, und insbesondere auf dem Gebiete des Formwechsels wird ihm von manchen Seiten jede Berechtigung abgesprochen. Was im einzelnen an die Stelle dieser Auffassung treten soll, das wird bei passender Gelegenheit zu besprechen sein. Bestehen bleibt jedenfalls die Tatsache, daß das Geschehen in der Pflanze ein außerordentlich verwickeltes ist und daß die äußeren Faktoren nicht so einfach wirken wie außerhalb des Organismus. Im übrigen soll später auf den Reizbegriff zurück gekommen werden (Kap. 6, 5).

A. Aeußere Faktoren.

So wie wir bei früheren Gelegenheiten die Abhängigkeit gewisser Funktionen (z. B. Atmung, Assimilation etc.) von äußeren Faktoren behandelt haben, so ist es jetzt unsere Aufgabe, den Einfluß der äußeren Faktoren auf das Wachstum zu studieren. Es liegt jedoch nicht in unserer Absicht, eine möglichst vollständige Aufzählung der bis jetzt bekannt gewordenen Wirkungen jedes einzelnen Faktors zu geben; vielmehr müssen wir uns mit einigen Beispielen begnügen. Bei der Einzelbetrachtung der äußeren Faktoren können wir die rein chemisch-physikalische Beeinflussung durch die anorganische Umgebung von den komplizierten „sozialen“ Einflüssen, die von anderen Organismen ausgehen, unterscheiden.

1. Temperatur.

Als erstes tritt uns die Tatsache entgegen, daß sich das Wachstum, wie überhaupt das ganze Leben der Pflanze nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen abspielt. Schon die Erfahrungen

des gewöhnlichen Lebens machen es deutlich, daß diese Grenzen für verschiedene Pflanzen ganz ungleich sind. Wissenschaftliche Studien bestätigen das. Wie bei verschiedenen Funktionen, so können wir auch beim Wachstum die drei Kardinalpunkte der Temperatur konstatieren, das Minimum und Maximum und dazwischen das Optimum[4]); präzise Angaben fehlen freilich oft, und die vorhandenen beziehen sich häufig mehr auf das „Leben" im allgemeinen als auf das Wachstum. Algen der arktischen Meere sowie manche Flechten scheinen selbst unter 0° zu wachsen; für die meisten Süßwasseralgen liegt das Temperaturminimum bei Null oder wenig darüber. Von höheren Organismen seien die Samen von Triticum vulgare und Sinapis genannt, die jedenfalls bald oberhalb von 0° zu keimen beginnen, während Phaseolus erst bei 9°, Cucumis sativus bei ca. 16°, der Tuberkulosebacillus erst bei 30° und die thermophilen Bakterien[5]) erst bei noch höherer Temperatur zu wachsen anfangen (40—45°). Vermutlich ist das Maximum der Temperatur bei vielen Meeresalgen besonders niedrig; es liegen aber gerade für die Bewohner kalter Meere keine Beobachtungen in dieser Hinsicht vor. Unter den Süßwasseralgen wird für Hydrurus das sehr niedrige Maximum von 16° angegeben, für die Mehrzahl der Landpflanzen liegt es zwischen 30 und 45°, nur die Sukkulenten ertragen 50—52°; ob aber auch noch bei dieser Temperatur Wachstum stattfindet, ist nicht bekannt[6]). Andererseits treten in Substraten, die sich durch Gärtätigkeit erhitzt haben, die thermophilen Bakterien mit einem Maximum von 70° auf[7]). Die in natürlichen heißen Quellen wachsenden Algen scheinen keine so hohen Temperaturen ertragen zu können[8]), doch gibt GEORGEWITSCH[5]) für einen Bacillus heißer Quellen 78° als Maximum in der Kultur an, und in der Natur soll er gar bei 83° leben. Im allgemeinen sind also die beiden extremen „Kardinalpunkte" der Temperatur bei den Pflanzen kalter Standorte tief, bei denen, die in warmer Umgebung zu leben pflegen (also auch bei den Parasiten der warmblütigen Tiere), hoch gelegen; der Spielraum zwischen ihnen wechselt indes doch sehr, denn er beträgt bei Hydrurus höchstens 16° C, bei der Mehrzahl der Pflanzen 30—40, bei manche Kakteen aber vielleicht mehr als 50° C. Wie leicht verständlich, ist das Wärmebedürfnis, das sich in der Lage von Minimum und Maximum ausspricht, ein Faktor von fundamentaler Bedeutung für die Verteilung der Pflanzen auf der Erde. Die Lage dieser Punkte ist indes keine ganz feste, denn sowohl bei höheren Pflanzen wie auch ganz besonders bei Bakterien ist es gelungen, sie zu ändern. So hat DIEUDONNÉ[9]) bei Bacillus anthracis durch allmähliche Akkommodation das Minimum von 12—14° auf 10° C, bei Bacillus fluorescens das Maximum von 35 auf 41,5° verlegen können. Auch ist festgestellt, daß die Lage der Kardinalpunkte vielfach von anderen Faktoren abhängt, also

---

4) Die folgenden Spezialangaben sind zumeist PFEFFERS Physiologie II entnommen.

5) CATTERINA 1904 Centrbl. Bakt. II **12** 353. GEORGEWITSCH 1910 Centrbl. Bakt. II **27** 150.

6) STAHL 1904 in Karsten u. Schenck Vegetationsbilder II. Reihe Heft 4.

7) CATTERINA 1904 siehe 4. MIEHE 1907 Die Selbsterhitzung des Heus. Jena.

8) LÖWENSTEIN 1903 Ber. Bot. Ges. **21** 317.

9) Zit. nach PFEFFER, Physiologie II 91.

durch Nahrung, Sauerstoff, Licht und selbst durch die Temperatur beeinflußt wird[10]). So kann es kommen, daß die Entfernung eines Stoffwechselprodukte aus der Kultur einem Pilz bei einer Temperatur, die zuvor das Wachstum sistierte, von neuem die Aufnahme des Wachstums ermöglicht[11]). Neben den spezifischen Differenzen existieren dann auch solche der einzelnen Organe, sowie der verschiedenen Entwicklungsstadien. Bei vielen unserer Frühjahrspflanzen werden z. B. die Blüten schon durch eine viel niedrigere Temperatur zum Wachsen veranlaßt als die Vegetationsorgane; die letzteren treten also oft erst nach dem Abblühen in Erscheinung (Tussilago, Crocus, Kirsche etc.). Bei Penicillium findet die *Keimung* der Sporen zwischen 1,5 und 43 ^{0} C, das weitere *Wachstum* des Mycels zwischen 2,5 und 40 ^{0} C und die *Sporenbildung* nur zwischen 3 u. 40 ^{0} C statt[12]). Bei *Stecklingen* pflegt eine hohe Temperatur Bedingung der *Wurzelbildung* zu sein; andererseits dürften die Wurzeln im allgemeinen eher niedriger gelegene Kardinalpunkte aufweisen als die Sprosse. — Nach Heinich[13]) zeigt isoliertes Mark bei 0 ^{0} noch Wachstum, während der intakte Stengel bei dieser Temperatur sein Wachstum schon eingestellt hat.

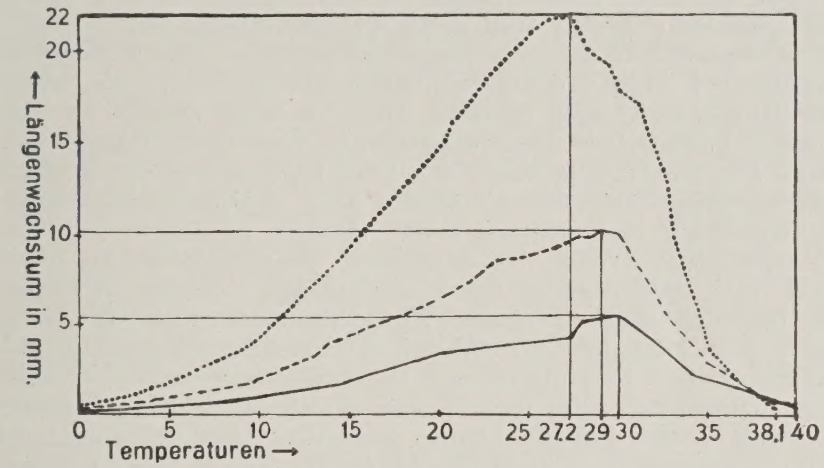


Fig. 22. Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur nach Talma[14]). Die Abszisse gibt die Temperatur an. Die Kurven geben den *Zuwachs* der Wurzeln von Lepidium sativum an, und zwar die ausgezogene Linie in $3^1/_2$ Stunden, die gestrichelte in 7 Stunden und die punktierte in 14 Stunden.

Wachstumsgeschwindigkeit. Innerhalb dieser Grenzen sind nun aber die verschiedenen Temperaturen durchaus nicht gleichwertig für die Pflanze. An dem Gang der Wachstumsgeschwindigkeit ersieht man vielmehr, daß zunächst mit dem Steigen der Temperatur eine Förderung, späterhin eine Hemmung des Wachstums erzielt wird. Stellt man also den in der Zeiteinheit erzielten Zuwachs in seiner Abhängigkeit von der Temperatur graphisch dar, so erhält man eine Kurve, die erst steigt, dann wieder fällt; der Höhepunkt der Kurve bezeichnet das Wachstums*optimum*, und dieses ist bald in der Mitte zwischen Minimum und Maximum, bald mehr dem einen oder dem anderen genähert. Den Verlauf der Kurve bei den Wurzeln von Lepidium sativum gibt Fig. 22.

In diesen Kurven tritt deutlich hervor, daß mit der Dauer der Einwirkung einer bestimmten Temperatur ihre Wirkung sich ändern kann; wenigstens bei

10) Vgl. Pfeffer Physiologie II S. 91.
11) Balls 1908 Annals **22** 557.
12) Wiesner 1873 Sitzungsber. Wien **67** 1 9. Entsprechende Angaben für zwei Bakterien bei Garkowski 1907 Bakt. Cbl. II. **29**.
13) Heinich 1908 Jahrb. wiss. Bot. **46** 207.
14) Talma 1918 Rec. trav. bot. néerl **18**.

allen Temperaturen oberhalb 27° C. So kommt es, daß das Optimum, das bei kurzer Einwirkung ($3^1/_2$ Std.) der Temperatur bei 30° gefunden wird, bei 14stündiger Erwärmung allmählich auf 27° sinkt. Nicht weniger auffallend ist die Verschiebung des Maximums. Wie BLACKMAN[15]) ausgeführt hat, müssen Kurven von dieser Gestalt (Optimum Kurven) als zusammengesetzte betrachtet werden. Das Wachstum folgt zunächst wie viele andere Vorgänge der Temperatur so, daß bei Zunahme der Temperatur um 10° der betreffende Vorgang etwa verdoppelt wird. Die Zunahme der Temperatur bewirkt aber außerdem Vorgänge, die wachstumshemmend sind. Letztere machen sich in der Nähe des Optimums und darüber immer mehr geltend und führen so zum Umbiegen und zum Abfall der Kurve.

Neben TALMA hat auch LEITCH[16]) neuerdings die Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur genauer studiert, und zwar an der Wurzel von Pisum. Die Kurve stimmt in ihrer Gestalt mit der von Lepidium überein; das Minimum liegt bei —2°, das Maximum bei 44,5, das Optimum bei 28—30°. Die Deutung der Kurve im Sinne von BLACKMAN aber erkennt LEITCH nicht an.

Endlich ist noch die Abhängigkeit des Wachstums von der Temperatur beim Sporangienträger von Phycomyces studiert worden[17]); hier ist die Kurve ähnlich wie bei den anderen Beispielen, das Minimum liegt oberhalb von Null, das Maximum unterhalb von 34°, das Optimum bei 29,4°.

Supramaximale Temperatur. Wird das Maximum überschritten, so hört allmählich das Wachstum auf, das Leben ist aber zunächst noch nicht in Gefahr; der Organismus befindet sich in einem Zustand, den man „Wärmestarre“ zu nennen pflegt; den Zustand der Wachstumsfähigkeit innerhalb der Temperatur, die durch das Maximum und Minimum begrenzt wird, bezeichnet man dagegen als „Thermotonus“. Eine Ueberschreitung des Maximums um 1—2° C pflegt aber schon bei kurzer Dauer schädlich und bei längerer Dauer tödlich zu wirken; während von Penicillium z. B. viele Tage lang eine Temperatur ertragen wird, die nur etwa 1° C über dem Maximum liegt, bleiben viele Phanerogamen nur 1—$1^1/_2$ Stunden im Ultramaximum am Leben[18]). Je mehr aber die Maximaltemperatur überschritten wird, desto rascher tritt der Tod ein. Daß die absolute Lage der Tötungstemperatur[19]) wieder weitgehende Differenzen aufweist, ist selbstverständlich, da sie ja in nahem Zusammenhang mit dem Wachstumsmaximum steht. Spezifische Unterschiede ergeben sich z. B. daraus[18]), daß Vicia faba schon bei 35° C, Secale erst bei 44° C, andere Pflanzen erst bei ca. 50° C absterben[20]). Differenzen zwischen verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze werden z. B. durch den Befund von LEITGEB[21]) illustriert, wonach in den Blättern von Galtonia durch Erwärmen auf 59° C während 10 Minuten alle Zellen zugrunde gehen mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen. Außerdem sind dann viele Dauerzustände der Pflanzen, vor allem die Sporen der Bakterien, doch auch Samen [z. B. von Medicago[22])] in hohem Grade unempfindlich gegen die Temperatur, denn bekanntlich können manche derselben längere Zeit, aber doch nicht auf die Dauer, Siedehitze ertragen. Auch werden alle Pflanzenteile, die das Austrocknen ertragen können, im wasserfreien Zustand von hoher Temperatur weniger geschädigt. In trockener Luft können also Samen, Sporen, Moose und Flechten vielfach 100—145° C aushalten[23]). Ueber die Ursache des Wärmetodes wissen wir so wenig wie über die Ursache des Thermotonus[24]), jedenfalls darf man nicht glauben, daß es sich etwa um eine einfache Gerinnung des Eiweißes handle[25]), wie wohl gelegentlich

---

15) F. F. BLACKMAN 1905 Annals of botany **19** 281.
16) LEITCH 1916 Annals of botany **30** 25.
17) GRASER 1919 Diss. Würzburg (Beih. bot. Cbl.)
18) HILBRIG 1900 Einfluß supramaximaler Temperaturen auf das Wachstum. Diss. Leipzig.
19) Vielfach wird als Tötungstemperatur diejenige hohe oder niedere Temperatur betrachtet, bei der ein momentanes Absterben erfolgt; in der Regel verursachen aber auch weniger extreme Temperaturen bei längerer Einwirkung ebenfalls Absterben.
20) SACHS 1864 Flora **47** 8.
21) LEITGERB 1886 Mitt. aus dem bot. Inst. Graz **1** 123.
22) SCHNEIDER-ORELLI 1910 Flora **100** 305.
23) NEUBERGER Bot. Cbl. **126** 665.
24) A. MEYER 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 340.
25) Die Ausführungen von LEPESCHKIN (1912 Ber. Bot. Ges. **30** 703), wonach allgemein die Koagulation des Protoplasmas den Wärmetod herbeiführe,

angenommen wurde; dagegen spricht schon die Tatsache, daß der Wärmetod vielfach bei ganz niedrigen Temperaturen eintritt.

Inframinimale Temperatur. Wie die supramaximale, so wirkt auch die inframinimale Temperatur zunächst nur wachstumshemmend, sie führt also zu einer Kältestarre. Während dann einige Organismen bei andauernder Kältestarre rasch durch „Erfrieren" zugrunde gehen, können andere selbst monate- oder jahrelang in kältestarrem Zustand verharren. Ein Absterben erfolgt bei thermophilen Pilzen und Bakterien schon bei längerer Einwirkung von Zimmertemperatur [26]), bei gewissen tropischen Pflanzen [27]) etwas über 0° C, bei anderen weit unter Null. Betrachten wir zunächst turgeszente Organe, so muß bei genügender Erniedrigung der Temperatur Eisbildung in ihnen eintreten, und man hat konstatiert [30]), daß viele Pflanzen durch tiefe Temperatur nur dann zugrunde gehen, wenn Eisbildung in ihnen stattfindet; sie können, wenn die Eisbildung verhindert wird, bei —2° C am Leben bleiben, während sie, wenn sich Eis bildet, bei —1° C absterben. Aehnlich verhalten sich Schimmelpilze [29]). In solchen Fällen muß also die Bildung des Eises die Todesursache sein. Um so auffallender ist es da, daß andere Pflanzen wie unsere Bäume und manche, auch im Winter wachsende Unkräuter (Stellaria media, Senecio vulgaris) ein völliges Durchfrieren und ebenso das Wiederauftauen eventuell mehrmals hintereinander aushalten können. — Durch weitere Abkühlung werden aber schließlich auch gefrorene Organe getötet, und keine turgeszente Zelle kann beliebig tief abgekühlt werden. Nach MÜLLER-THURGAU und MOLISCH [30]) beruht die schädliche Wirkung der Eisbildung vor allem auf der Entziehung des Wassers und damit einer Fällung der Protoplasmakolloide. Diese Anschauung war von MEZ [31]) lebhaft bekämpft worden, doch ist sie durch neue Studien MAXIMOWS [28]) als durchaus zutreffend erkannt worden. Höchstens die eine Korrektur hat MAXIMOW angebracht, daß er nicht nur durch Wasserentzug, sondern auch durch mechanische Wirkung des Eises die Koagulation eintreten läßt. So wird dann auch verständlich, daß Austrocknung und Ausfrieren recht verschieden wirken können, daß Pflanzen, die gegen Austrocknung resistent sind, keineswegs immer auch eisunempfindlich sein müssen.

Bemerkenswert ist, daß manche Stoffe, wie Kohlehydrate, Eiweiß, Kolloide, vor dem „Ausfrieren" schützen und daß dieselben Stoffe auch die Kälteresistenz von Pflanzen steigern [32]). Wasserfreie Organe, wie Sporen und Samen können auch durch die tiefsten Temperaturen nicht getötet werden, so z. B. durch eine Temperatur von —200° [33]) während fünf Tagen oder durch kürzere Abkühlung auf —253° [34]), die Temperatur des flüssigen Wasserstoffs; kein Zweifel, daß sie auch der Einwirkung flüssigen Heliums (ca. —272°) widerstehen können.

Neben einer schädlichen Wirkung niederer Temperatur ist auch schon eine fördernde beobachtet worden; so zeigte KINZEL [35]), daß Samen von Saxifraga, Gentiana, Primula, die jahrelang ungekeimt lagen, nach Durchfrieren in einigen Tagen oder Wochen ausgezeichnet keimen.

Formative Wirkungen. Bisher war von Aenderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit die Rede, die sich am meisten in der Periode der Streckung geltend machen. Nun kann aber bei verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit schließlich doch dieselbe absolute Größe, die gleiche Gestalt erreicht werden, wenn nur die

---

sind nicht ganz überzeugend. [Vgl. aber LEPESCHKIN 1922 Biochem. Journal **16** 678.]

26) NOACK 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 593.

27) MOLISCH 1897 Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena.

28) MAXIMOW 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 327. KYLIN 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 370.

29) BARTETZKO 1909 Jahrb. wiss. Bot. **47** 55.

30) MÜLLER-THURGAU 1886 Landw. Jahrb. **15** 453. MOLISCH 1897 (Anm. 27). VOIGTLAENDER 1909 COHNS Beitr. z. Biolog. **9** 359.

31) MEZ 1905 Flora **94** 89.

32) MAXIMOW 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 52, 293 u. 504. SCHAFFNIT 1911 Zeitschr. f. allgem. Physiologie **12** 323.

33) BROWN and ESCOMBE 1895 Proc. R. Soc. **62** 160.

34) BECQUEREL 1910 Compt rend. **150** 1437, auch ebenda **148** 1052. ESTREICHER-KIERSNOWSKA Bot. Cbl. **134** 244.

35) KINZEL 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 772.

Wachstumsdauer sich entsprechend ändert. Das scheint auch vielfach der Fall zu sein; Pflanzen, die bei optimaler Temperatur erwachsen sind, müssen nicht anders aussehen als solche, die bei supra- oder infraoptimaler Temperatur kultiviert wurden. Mit der Annäherung an die Grenztemperaturen treten aber regelmäßig Aenderungen ein: es wird nahe dem Minimum die Länge der wachsenden Region vergrößert, nahe dem Maximum verkürzt[36]), ferner bleiben bei dauernder Kultur in niedrigerer Temperatur die Internodien kürzer, die Wachstumsdauer erfährt also nicht die notwendige Verlängerung.

Es gibt aber auch sonst Beispiele dafür, daß sich eine bestimmte Temperatur ebenso in der Gestalt der Pflanze ausprägt, wie die Beleuchtungsstärke. So hat z. B. VOGT[37]) für die Koleoptile von Avena gezeigt, daß sie im Dunkeln bei verschiedener Temperatur ganz verschiedene Größe erreicht: bei 7,5° wurde sie 117 mm, bei 13° 150 mm lang; damit war die Maximallänge erreicht[37a]), und mit dem weiteren Steigen der Temperatur nahm die Länge wieder ab und erreichte bei 35° 36 mm; bei 42° wuchsen die Keimlinge nicht mehr. Ein ganz anderes Resultat wurde mit den Sporangienträgern von Phycomyces erhalten, die bei verschiedenen Temperaturen doch schließlich gleiche Länge erreichten[17]). Damit sind also formative Erfolge der Temperatur erzielt; solche sind auch sonst noch beobachtet. So macht z. B. eine bestimmte Kartoffelsorte „Marjolin" nach VOECHTING[38]) bei einer niedrigen Temperatur (6—7° C) statt der normalen Laubsprosse nur Knollen (vgl. S. 161). Bei Stigeoclonium werden die Zellfäden, die sich in höherer Temperatur bilden, durch niedere Temperatur in Einzelzellen („Palmella-Form") übergeführt. Besonders auffallend sind Erfolge der Temperatur bei der Ausbildung von Fortpflanzungsorganen; so vermehrt sich Nordosmia frigida in der Arktis nur durch Ausläufer, während sie an der Südgrenze ihres Verbreitungsgebietes auch Früchte bildet[38a]).

Temperaturwechsel. Es wurde früher[11]) angegeben, daß der Temperaturwechsel als solcher ohne Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit sei, die Pflanze also ganz schnell die Geschwindigkeit annehme, die der neuen Temperatur entspricht. Erfahrungen in neuerer Zeit machen das wenig wahrscheinlich, zumal auch bei anderen Faktoren der Uebergang zu einer transitorischen Aenderung der Wachstumsgeschwindigkeit führt. So sprechen z. B. gewisse Versuche von GRASER[17]) dafür, daß Phycomyces auf Temperaturwechsel mit Wachstumsschwankungen antwortet. LEITCH[16]) fand bei Pisumwurzeln bei mittleren Temperaturen keinen solchen Einfluß, wohl aber stellte er fest, daß bei 30° und 35° zunächst Hemmung, dann wieder Steigen und dann erst das definitive Fallen der Wachstumsgeschwindigkeit erfolgt.

2. Licht.

Licht als Wachstumsbedingung. Das Licht unterscheidet sich in bezug auf seine Bedeutung für das Pflanzenwachstum grund-

---

36) POPOVICI 1900 Bot. Cbl. **81** 33.

37) VOGT 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 193.

37a) In Versuchen von SIERP (Biol. Cbl. 1920 **40** 442) wurde diese bei 16—17° gefunden.

38) VOECHTING 1902 Bot. Ztg. **60** 87.

38a) Die letzten Beispiele sind WINKLER (Handwörterb. der Naturwiss. „Entwicklungsmechanik") entnommen. Daselbst sind noch weitere ähnliche Vorkommnisse erwähnt. SACHS 1863 Flora **46** 499.

sätzlich von der Wärme. Viele niedere Organismen können ihren ganzen Entwicklungsgang im Dunkeln durchmachen, von anderen gedeihen wenigstens gewisse Teile, so z. B. die Wurzeln, dauernd im Finstern; es ist also das Licht keine allgemeine direkte Wachstumsbedingung. Für die Organe freilich, die sich am Licht zu entfalten pflegen, vor allem die Blätter, scheint wenigstens auf den ersten Blick das Licht unentbehrlich zu sein. Wie WIESNER in zwanzigjähriger Arbeit[39]) gezeigt hat, erfolgt die Entwicklung der Sprosse in der Natur nur bei einer bestimmten Lichtintensität, die bei verschiedenen Pflanzen ganz verschieden ist.

Es ist das große Verdienst WIESNERS, diese Intensität exakt gemessen zu haben. Er benutzte dazu die BUNSEN-ROSCOEsche Methode, die freilich nur die stärker brechbaren, auf die Silbersalze wirkenden Strahlen berücksichtigt; es ist indes anzunehmen, daß im allgemeinen diese Strahlen ein Maß für das Gesamtlicht abgeben. WIESNER hat sowohl die absolute als auch die relative Lichtintensität gemessen, bei der eine Pflanze in verschiedenen Gegenden gedeiht. Als absoluten „Lichtgenuß" bezeichnet er die Lichtstärke, gemessen nach BUNSEN-ROSCOE; der relative Lichtgenuß (L) dagegen gibt an, der wievielste Teil des Gesamtlichtes der Pflanze zugute kommt. Kann die Pflanze z. B. einerseits beim vollen Lichteinfall, andererseits auch noch bei der auf $^1/_{10}$ reduzierten Lichtintensität gedeihen, so sagt WIESNER ihr relativer Lichtgenuß liegt zwischen 1 und $^1/_{10}$.

Für Wien ergab sich nun folgendes:

	Relativer Lichtgenuß	Minimum des absoluten Lichtgenusses in BUNSEN-ROSCOEschen Einheiten
Buxus sempervirens	1 bis $\frac{1}{100}$	0,012
Fagus (geschlossener Bestand)	1 „ $\frac{1}{80}$	0,015
„ (freistehend)	1 „ $\frac{1}{60}$	0,021
Quercus pedunculata	1 „ $\frac{1}{26}$	0,050
Betula verrucosa	1 „ $\frac{1}{9}$	0,144
Larix decidua	1 „ $\frac{1}{5}$	0,20

Schattenpflanzen wie die Buche begnügen sich also mit dem zehnten Teil der Lichtintensität, die Lichtpflanzen verlangen. Dementsprechend kann denn auch die Buche in diffusem Licht ohne jede direkte Sonnenbestrahlung normal gedeihen.

Ein und dieselbe Art braucht aber, je weiter sie nach Norden rückt, oder je höher sie über das Meeresniveau steigt, desto mehr Licht; ihr absoluter und ihr relativer Lichtgenuß steigt also mit der Abnahme der Temperatur. Das Minimum des relativen Lichtgenusses beträgt z. B. für Acer platanoides in Wien $^1/_{55}$, in Drontheim $^1/_{28}$, in Tromsö $^1/_5$; das Minimum des absoluten Lichtgenusses ist für Betula nana in Christiania 0,338, in Tromsö 0,386, in Spitzbergen 0,750.

Der relative Lichtgenuß wird übrigens im Laufe einer Vegetationsperiode bei den Laubbäumen konstant gehalten. Mit abnehmender Sonnenhöhe im Sommer erfolgt Reduktion des Laubes; die am wenigsten beleuchteten Blätter fallen ab. Bei Aesculus wird durch diesen sommerlichen Laubfall $^1/_3$ der Blattmasse entfernt.

---

39) WIESNER 1893—1905 Photometrische Unters. auf pflanzenphysiol. Gebiete. Sitzungsber. Wien **102** (1893), **104** (1895), **109** (1900), **113** (1904); 1902 Biologie der Pflanzen. Wien; 1907 Der Lichtgenuß der Pflanze. Leipzig; 1907 Rivista di Scienza **1**; 1909 Naturw. Rundschau **24**.

WIESNER zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß: „Wie die Pflanze zu ihrem Gesamtgedeihen eine bestimmte Menge von Wärme braucht, so benötigt sie auch eine bestimmte Menge an Licht.“ Ohne diese findet nicht nur kein Gedeihen statt, sondern jedes Wachstum ist überhaupt unmöglich. Die Zweige der oben genannten Pflanzen können aber im Experiment auch bei viel geringerer Lichtintensität wachsen als in der Natur. WIESNER hat z. B. für den Ahorn gezeigt, daß in der Natur keine Knospe austreibt, die weniger als $^1/_{55}$ relativen Lichtgenuß hat. Im Experiment aber treiben Knospen auch bei einem relativen Lichtgenuß von $^1/_{100}$, und zwar unter Erreichung der normalen Gestalt, und sie treiben sogar im völlig dunkeln Raum, wobei sie dann freilich eine andere, alsbald zu besprechende abnorme Gestalt annehmen, die sich schon bei $L = {}^1/_{1000}$ bemerkbar macht. Diese auffallende Differenz zwischen der Entwicklung im Experiment und in der Natur liegt an den Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Knospen einerseits, an einer gewissen Förderung durch das Licht andererseits. Die gut beleuchteten Knospen treiben rasch aus und hemmen die minder gut beleuchteten im Austreiben. Hebt man aber diese Beziehungen etwa dadurch auf, daß man alle Knospen verdunkelt, so zeigt sich jetzt, daß das Licht durchaus keine Bedingung für das Wachstum der Sprosse ist.

Auch eine Reihe von älteren Beobachtungen, die die Notwendigkeit des Sonnenlichtes für die Entwicklung des Laubblatts zu beweisen scheinen, sind bei genauerer Betrachtung anders zu deuten. Es ist bekannt[39]), daß die Blätter mancher Leguminosen im Dunkeln in kurzer Zeit ihre eigenartigen Reizbewegungen (Kap. 6, 1) verlieren, daß sie dunkelstarr werden und zugrunde gehen; auch andere Blätter, die am Licht erwachsen sind, sterben im dunklen Raum rasch ab. Zweifellos handelt es sich hier aber um eine sekundäre Störung durch den Lichtentzug, denn wenn man Blätter von Jugend ab im Dunkeln sich entwickeln läßt, und wenn man für genügende Nährstoffe sorgt, so erreichen sie normale Größe und Gestalt und bleiben lange Zeit am Leben[40]). Daß auf die Dauer eine autotrophe Pflanze ohne Licht nicht existieren kann, ist klar, aber ihr Tod ist dann durch Mangel an Kohlehydraten bedingt, für deren Bildung ja das Licht unentbehrlich ist.

Licht und Wachstumsbeginn. Wenn also auch festgestellt ist, daß das Licht keine allgemeine Wachstumsbedingung der Pflanzen ist, so muß doch betont werden, daß es Wachstum und Gestaltung wie kaum ein anderer Faktor beeinflußt. Zunächst sind Beispiele dafür zu geben, daß in bestimmten Einzelfällen das Licht zur Erzielung des Wachstumsbeginnes unentbehrlich ist.

Es ist schon längere Zeit bekannt, daß manche Samen[41]) gar nicht oder schlecht keimen, wenn sie dauernd verdunkelt sind: so Viscum album, die meisten Veronicaarten, Ranunculus sceleratus und Nicotiana. Daß es sich hier aber nicht etwa um eine assimilatorische

40) JOST 1895 Jahrb. wiss. Bot. **27** 403.

41) WIESNER 1894 Sitzungsber. Wien **103** 401. HEINRICHER 1899 Ber. Bot. Ges. **17** 308. RACIBORSKI 1900 Bull. Inst. de Buitenzorg No. 6. Zahllose weitere Beispiele sind in der neueren Literatur erwähnt und z. B. bei KINZEL 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 538 zusammengestellt. W. KINZEL, Frost und Licht als beeinfluss. Kräfte bei der Samenkeimung. Stuttgart 1913.

Wirkung des Lichtes, also um Herstellung der nötigen Baustoffe handelt, das geht unter anderem daraus hervor, daß z. B. beim Tabak eine einstündige Beleuchtung der wasserdurchtränkten Samen genügt, um dann auch im Dunkeln die Keimung zu ermöglichen. Ebenso fand LEHMANN[42]) bei Lythrum, daß eine Belichtung von $^1/_{10}$ Sekunde mit 730 HK einer elektrischen Osram-Azolampe genügt, um 50 Proz. Keimung bei einem Samenmaterial zu erzielen, das im Dunkeln nur zu 7 Proz. keimte.

Auch zeigt sich, daß der Lichtreiz nur unter bestimmten Verhältnissen nötig ist; bei Chloris ciliata z. B.[43]) nur bei ungenügender Sauerstoffzufuhr, zu niedriger Temperatur oder mangelhafter Nachreife. Unter diesen Umständen erscheint es begreiflich, daß Licht durch andere Einflüsse, z. B. chemische oder thermische, ersetzt werden kann[44]). Wichtig ist, daß das z. B. für gewisse Enzyme und Säuren zutrifft, die offenbar im ganzen katalytisch zu wirken pflegen. Daraus zieht LEHMANN[45]) den Schluß, daß auch das Licht eine katalytische Wirkung habe.

So wie es „Lichtkeimer" gibt, so müssen andere Samen als „Dunkelkeimer" bezeichnet werden. Die Samen der Amarantaceen[46]) z. B. und von Veronica Tournefortii werden durch Tageslicht an der Keimung verhindert. Doch hängt auch hier der Erfolg wesentlich vom Entwicklungszustand der Samen einerseits, von äußeren Verhältnissen andererseits ab. Die Amarantaceen erweisen sich am empfindlichsten, wenn sie eben ausgereift sind; ältere Samen werden nur durch direktes Sonnenlicht gehemmt. Hohe Temperatur, 35—40^0, macht diese Dunkelkeimer zu obligaten Lichtkeimern; Zusatz von Säuren läßt sie ebenfalls am Licht keimen[47]).

An die genannten Samen schließen sich auch die Sporen der Moose und Farne, von denen manche nur am Licht keimen. Wie verschieden sich die einzelnen Arten der Farne verhalten, hat insbesondere KLEBS[48]) gezeigt, der neben Arten, die ausgesprochene Lichtkeimer sind, alle Uebergänge bis zu solchen fand, die gegen Licht gänzlich indifferent sind (Pteridium aquilinum). Nicht alle Lichtstrahlen wirken dabei gleich; vielmehr sind es die roten Strahlen, die bei den Lichtkeimern fördernd wirken, während blaues Licht stark hemmt, manchmal so stark wie Dunkelheit oder gar noch stärker: Gymnogramme keimt im Dunkeln unter gewissen Bedingungen zu 28 Proz., im blauen Licht gar nicht. Wird schwaches Osramlicht seiner blauen Strahlen beraubt, so erfolgt die Keimung von Pteris longifolia trotz der Verminderung der Gesamtlichtenergie viel lebhafter.

Da auch hier das Licht durch allerhand chemische Einwirkungen ersetzbar ist, wird man an eine katalytische Wirkung denken müssen.

---

42) LEHMANN 1918 Ber. Bot. Ges. **36** 157.

43) GASSNER 1912 Jahrb. Hamb. wiss. Anst. **29**.

44) GASSNER s. 43 und 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 29; Zeitschr. f. Bot. **7** 609. LEHMANN 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 465.

45) LEHMANN u. OTTENWÄLDER 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 337; vgl. auch NOACK 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 344.

46) BAAR 1912 Sitzungsber. Wiener Akad. (math.-nat. Kl.) **121** (I) 667.

47) KUHN 1916 Ber. **34** 369.

48) KLEBS 1916/17 Zur Entwicklungsphys. d. Farnprothallien. I. Sitzgsber. Heidelberger Akad. 1916, 4. Abh.; II. ebenda 1917, 3. Abh.; III. ebenda 1917 7. Abh.

Die Katalysatoren müßten sich in rotem Licht bilden, im blauen zerstört werden.

Auch einzelne Knospen sind in ähnlicher Weise vom Licht abhängig, wie die genannten Samen und Sporen. So treiben z. B. die Stammknospen der Buchen[49]), von Bruguiera[50]) und Hydrocharis[51]) nur bei genügender Beleuchtung. Umgekehrt wirkt das Licht auf andere Sprosse. Sehr auffallende Verhältnisse treffen wir z. B. bei den Kakteen. Ihre Sprosse verlieren auf die Dauer durch die Beleuchtung die Wachstumsfähigkeit; kommen sie in die Dunkelheit, so beginnen sie von neuem zu wachsen, und dieses Wachstum dauert dann auch bei erneuter Beleuchtung zunächst noch fort. Es wird also durch die Verdunkelung der Vegetationspunkt zu neuer Tätigkeit angeregt. Analog verhalten sich auch manche Wasserpflanzen, wie Elodea, Ceratophyllum, Myriophyllum; wie Moebius[52]) beobachtete, fangen bei diesen nach Verdunkelung die am Licht ausgewachsenen Internodien wieder an zu wachsen. Anders ausgedrückt übt also das Licht bei den Kakteen auf das embryonale Wachstum am Vegetationspunkt, bei den genannten Wasserpflanzen auf das Streckungswachstum der Internodien einen hemmenden Einfluß aus. Das aber gilt ganz allgemein, wenigstens für bestimmte Lichtintensitäten. Ueberall existiert ein bestimmtes Lichtmaximum, dessen Ueberschreitung die Pflanze zunächst am Wachstum hindert, später auch tötet. Die Lage dieses Maximums ist wieder spezifisch verschieden. Es liegt tief z. B. bei den Schattenpflanzen, wie sie vor allem im Meer unter den Algen in großer Zahl zu finden sind. Ob auch die Schattenpflanzen unserer Wälder nach Lichtstellung durch die Beleuchtung leiden oder ob vor allem die vermehrte Transpiration sie schädigt, ist wohl nicht exakt untersucht. Als sehr lichtempfindlich gelten die Bakterien, die vielfach schon durch direktes Sonnenlicht nicht nur am Wachstum gehindert werden, sondern absterben. Die höchsten Lichtintensitäten ertragen die Pflanzen sonniger Standorte; vielleicht findet auch bei maximaler Beleuchtung noch Wachstum bei ihnen statt, und dieses wird wohl erst durch Lichtintensitäten sistiert, wie sie in der Natur nicht vorkommen.

Licht- und Wachstumsgeschwindigkeit. In der älteren Literatur[53]) wird angenommen, daß die meisten pflanzlichen Objekte, z. B. Blätter, Stengel, Wurzeln, in wesentlich gleicher Weise auf Licht reagieren. Vergleicht man ihre Wachstumsgeschwindigkeit in konstanter Finsternis mit der bei wenigstens partieller Beleuchtung, so zeigt sich, daß die Beleuchtung die Wachstumsgeschwindigkeit herabsetzt, und zwar um so mehr, je stärker die verwendete Beleuchtungsstärke ist. Nur für einzelne Objekte wird angegeben, daß sie im Licht und im Dunkeln gleich schnell wachsen, so z. B. die vegetativen Hyphen von Mucor, viele Pollenschläuche[54]).

In der Regel wurde bei solchen Untersuchungen der nächtliche Zuwachs mit dem am Tag erfolgenden verglichen oder es dienten Pflanzenteile, die ganz

49) Jost 1894 Ber. Bot. Ges. **12** 188.
50) Simon 1921 Ber. Bot. Ges. **34** 165.
51) Wisniewski 1912 Bull. Acad. Cracovie.
52) Moebius 1895 Biol. Cbl. **15** 1. Schloss-Weil 1916 Diss. Frankf. a. M.
53) Sachs 1872 Arb. Würzburg **1** 99. Prantl 1873 ebenda **1** 371. Strehl 1974. Diss. Leipzig.
54) Stameroff 1897 Flora **83** 135.

im Dunkeln wuchsen, solchen, die dem natürlichen periodischen Lichtwechsel ausgesetzt waren, als Kontrolle. Ausnahmsweise wurde auch mit kürzeren Intervallen von Licht und Dunkelheit gearbeitet. Diese ganze Literatur krankt aber an zwei schweren Fehlern: 1) daß die Temperatur gar nicht oder nur unvollkommen konstant gehalten wurde, 2) daß von einer Konstanz der Beleuchtung keine Rede ist. — In neuerer Zeit sind zwar zahlreiche Untersuchungen in technisch einwandfreier Weise durchgeführt worden, allein die meisten von ihnen beschäftigen sich mit kurz dauernder Beleuchtung und suchen vor allem über die auftretenden Wachstumsschwankungen Klarheit zu gewinnen. Auf diese soll alsbald eingegangen werden. Vorerst aber ist das Resultat der wenigen genauer untersuchten Fälle von Dauerbeleuchtung nach Dauerverdunklung zu berichten; dabei sind die Beobachtungen nach längeren Zeiträumen auszuwählen, um die genannten Schwankungen verschwinden zu lassen.

1) KNY[55]) hat Wurzeln von Lupinus albus, Lepidium sativum und Vicia sativa in Wasserkultur wachsen lassen und hat sie einerseits dauernd dunkel gehalten, andererseits tags über difffus beleuchtet. Die Sprosse waren in beiden Fällen dem täglichen Beleuchtungswechsel ausgesetzt. Im Laufe einiger Tage waren die Dunkelwurzeln aller Pflanzen zum Teil recht erheblich mehr in die Länge gewachsen als die belichteten. — Wenn neuerdings BLAAUW[56]) bei Wurzelversuchen, die in viel exakterer Weise ausgeführt wurden, in den meisten Fällen gar keinen Einfluß der Beleuchtung feststellen konnte, so wird das daran liegen, daß sich seine Beobachtungen nur auf wenige Stunden erstrecken.

2) Avena-Koleoptilen[57]) sind von VOGT und SIERP ausführlich studiert worden. Beide Autoren finden nach Beleuchtung auf die Dauer starke Wachstumshemmungen, die auch in der erreichten Größe des Organs ihren Ausdruck finden. Je heller das Licht, desto kürzer sind die Koleoptilen. In der ersten Zeit (etwa am ersten Tag), aber fand SIERP stets eine starke Wachstumssteigerung, um so stärker, je heller das Licht[58]). Ob die Differenzen zwischen den beiden Objekten (Wurzeln und Avena-Koleoptilen) wirklich so groß sind, wie sie auf den ersten Blick scheinen, kann man zurzeit nicht sagen. Und weitere, im folgenden noch kurz zu erwähnende Beobachtungen aus neuerer Zeit sind auch nicht geeignet zu abschließendem Urteil zu verhelfen, weil sie auf zu kurze Zeit hin verfolgt wurden.

3) BLAAUW[59]) hat bei sehr konstanter Temperatur von 20° die Hypokotyle von Helianthus globosus einer Dauerbelichtung von 1, 64, 500 und 4000 MK. einer Nernst- oder Nitralampe ausgesetzt. Im allgemeinen trat gegenüber den Dunkelpflanzen eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit ein. Während diese aber bei 500 MK. bis zum Schluß der Beobachtung (6 Std.) andauerte, nahmen bei geringer Beleuchtungsstärke die Pflanzen allmählich wieder ungefähr die gleiche Wachstumsgröße wie im Dunkeln an.

4) Bei den Sporangienträgern von Phycomyces fand BLAAUW[60]) bei hoher Beleuchtungsstärke (4000 MK.) 2 Stunden lang eine starke Depression des Wachstums, während mittlere Beleuchtungsstärken (8 und 64 MK.) zu einer Förderung des Wachstums führten.

Blickt man auf diese Erfahrungen zurück, so muß man zuerst konstatieren, daß sie noch recht unvollkommen sind; immerhin lassen sie aber erkennen, daß die Wirkung der Beleuchtung auf das Wachstum nicht so einfach und so einheitlich ist, wie sie früher dargestellt wurde. Es wird sich empfehlen, bei künftigen Untersuchungen schärfer, als es bisher geschah, zu unterscheiden zwischen Organen mit unbegrenztem Wachstum (Stengel, Wurzel) und solchen, die begrenzt wachsen (Blätter, Sporangienträger von Phycomyces).

Die Lichtwachstumsreaktion. Als BLAAUW[61]) Sporangienträger von Phycomyces mit Hilfe des Horizontalmikroskopes alle drei

55) KNY 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38** 421.
56) BLAAUW 1918 Med. v. Landbouwhoogeschool Wageningen **15**.
57) VOGT 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 193. SIERP 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 641.
58) Eine solche Wirkung des Lichtes hatte schon STEBLER beschrieben. (Jahrb. 11.)
59) BLAAUW 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 465.
60) BLAAUW 1918 Med. v. Landb.

Minuten messend verfolgte, fiel ihm auf, daß schon durch Beleuchtung mit sehr geringen Lichtmengen (1 MKS.), aber auch mit größeren und sehr großen (ca. 8000000 MKS.) stets etwa vier Minuten nach Beleuchtungsbeginn eine starke Beschleunigung des Wachstums eintrat, der später dann eine beträchtliche Senkung folgte. Umgekehrt fand er bei Helianthus globosus bei Belichtung zuerst eine Wachstumshemmung, der dann später eine kompensierende Beschleunigung folgt. Die geschilderte Erscheinung, daß durch Beleuchtung ein bisher annähernd gleichförmiges Wachstum[63]) in ein ungleichförmiges übergeführt wird, nennt Blaauw „Photowachstumsreaktion"; Vogt[57]) hat, um den Ausdruck nicht aus drei Sprachen zusammenzusetzen, von „Lichtwachstumsreaktion" gesprochen. Bei Phycomyces nennt Blaauw diese Reaktion positiv, weil zuerst eine Förderung bemerkbar wird, bei Helianthus negativ, weil die Hemmung zuerst kommt.

Lichtwachstumsreaktion ist vor allem auch bei Avena festgestellt, zuerst durch Vogt, dann besonders ausführlich durch Sierp[62]). Dagegen konnte bei den meisten Wurzeln eine solche nicht gefunden werden[60]), mit einziger Ausnahme von Sinapis alba.

Im einzelnen sind viele Komplikationen und auch noch Unklarheiten zu verzeichnen. Sierp unterscheidet zwischen einer primären Wirkung des Lichtes, wodurch eben das wellenförmige Wachstum erzeugt wird, und einer sekundären Wirkung, die (je nach der Lichtmenge verschieden) entweder zu einer Verringerung des Gesamtwachstums oder zu einer Förderung desselben führen kann. Wir würden lieber diese „sekundäre" Wirkung als Hauptsache betrachten und annehmen, daß der zunächst wellenförmige Verlauf des Wachstums eine Erscheinung ist, die bei allen bisher studierten Veränderungen der Umwelt auftritt, also eine Uebergangsreaktion darstellt. So hat Sierp selbst betont, daß auch Verdunklung[64]) zu wellenförmigem Wachstum führt. Da nun aber alle kurz andauernden Beleuchtungen zuerst in Erhellung und dann in Verdunklung bestehen, so ist klar, daß diese Versuche eine gewisse Komplikation in sich tragen, die sie für die erste Orientierung wenig geeignet machen. Dauerlicht nach Dunkelheit scheint uns viel besser geeignet, in die Fragen einzudringen.

Wellenförmiges Wachstum ist ferner noch nachzuweisen nach Einwirkung von Erschütterung[62]), Narkotika[65]), Wasserzufuhr[66]), Erwärmung[67]), und Walter[68]) hat sie sehr ausgeprägt gefunden bei Phycomyces, der abwechselnd in feuchter und trockener Luft wuchs. Walter hat auch versucht ein Verständnis für den wellenförmigen Verlauf des Wachstums zu gewinnen. Unter konstanten äußeren Bedingungen wird im allgemeinen (vgl. Kap. 3, 10) das Wachstum gleichmäßig sein. Trifft eine Veränderung die wachsende Pflanze, so schießt die eintretende Reaktion oft über das Ziel, den Gleichgewichtszustand bei den veränderten Bedingungen, hinaus. Es erfolgt dann eine Rückregulierung, die wiederum über das Ziel hinaus geht. Walter führt nun aus, daß namentlich zwei Prozesse: Die Zufuhr der nötigen Nährstoffe und die Atmung diese Regu-

---

61) Blaauw 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 641.

62) Sierp 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 113. Renner 1922 ebenda **14** 449. Brauner 1922 ebenda **14** 497.

63) Wahrscheinlich ist ein wirklich gleichförmiges Wachstum nirgends realisiert, sondern es finden immer Oszillationen statt, deren Ausschlag dann durch äußere Faktoren vermehrt wird. Vgl. Bose 1906 Plant response. New York u. Bombay.

64) Tollenaar u. Blaauw 1921 Proc. Amsterd. Akad. **24** 17. Brauner 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 523. Zu anderem Resultat kommt Koningsberger 1922 Rec. trav. bot. neerl. **19**.

65) Schroeder Flora **99**. Sierp s. 63.

66) Sierp s. 58.

67) Graser s. 17. Leitch s. 16.

68) Walter 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 673.

lationen bedingen könnten. Diese Ausführungen sind freilich noch ganz theoretisch.

Beeinflussung der großen Periode. Es ist S. 23 gezeigt worden, daß Organe begrenzten Wachstums eine sog. große Periode des Wachstums besitzen; diese hängt in maßgebender Weise einmal von der Temperatur, dann von der Beleuchtungsstärke ab. Kultiviert man Avena bei einer bestimmten Temperatur, so nimmt nach Sierp[69]) die große Periode je nach der Beleuchtungsstärke einen ganz verschiedenen Verlauf, der durch die Kurven der Fig. 23 am kürzesten dargestellt werden kann.

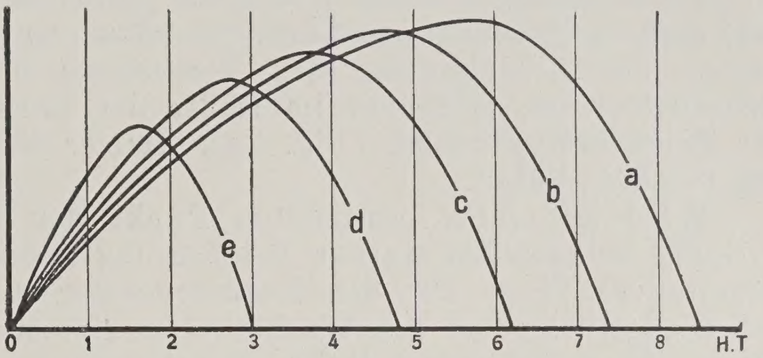


Fig. 23. Wachstumsverlauf der Avena-Koleoptile bei steigender Lichtmenge. *a* geringste, *e* größte Lichtmenge. Abszisse: Halbtage; Ordinaten-Zuwachs (nach Sierp).

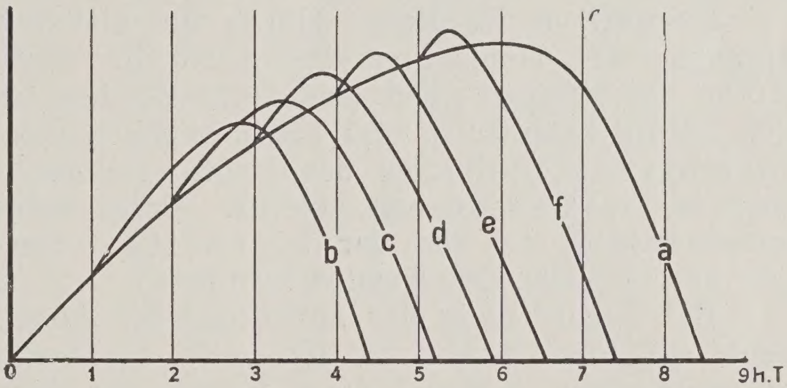


Fig. 24. Wachstumsverlauf der Avena-Koleophile nach Sierp. *a* Wachstumskurve bei schwachem Licht. Die Kurven *b* bis *f* zeigen den Erfolg einer Beleuchtungssteigerung in verschiedenen Stadien der Entwicklung

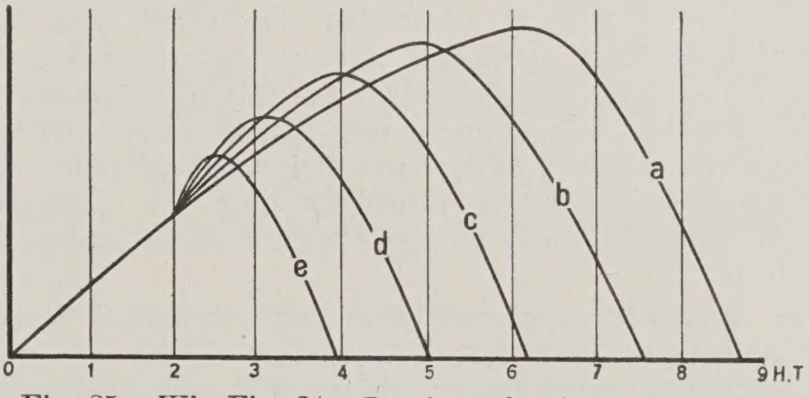


Fig. 25. Wie Fig. 24. In einem bestimmten Punkt der Entwicklung (nach 2 Halbtagen) setzt eine von *b* nach *e* zunehmende Beleuchtungssteigerung ein (Sierp).

Es bedeuten die Abschnitte auf der Abszisse die Halbtage, in denen die Entwicklung erfolgt. Die Zuwachse sind durch die Ordinaten gekennzeichnet. Bei Wachstum im Dunkeln (Kurve a) erstreckt sich das Wachstum auf mehr als 8 Halbtage; das an einem Halbtage erreichte Maximum ist größer als bei irgendeiner andern Beleuchtungsintensität, und schließlich ist die Summe aller Zuwachse, d. h. die Endlänge hier am größten. Die Kurven b, c, d, e geben die Zuwachse bei immer höherer Beleuchtungsstärke, und zeigen, daß die Wachstumsdauer abnimmt, das Maximum des Zuwachses geringer wird, und schließlich ebenso auch die End-

69) Sierp 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 641.

länge. Zugleich aber kommt in diesen Kurven auch zum Ausdruck die primäre Förderung durch das Licht, von der schon S. 46 die Rede ist. Sie ist freilich für den Gesamterfolg von geringer Bedeutung.

Wird nun die Avena-Koleoptile während ihrer Entwicklung in eine höhere Beleuchtungsstärke versetzt, so macht sich diese zunächst durch Steigerung des Wachstums bemerkbar, die um so auffallender ist, je früher im Laufe der Entwicklung die Zunahme der Beleuchtung erfolgt (Fig. 24). Immer aber folgt darauf wieder ein rascher Abfall.

Wird an einem bestimmten Punkt der Entwicklung die Einwirkung verschieden starker Beleuchtung studiert, so ergibt sich als Resultat die Fig. 25: die Herabdrückung der Entwicklungsdauer, der Gesamthöhe und des Wachstumsmaximums ist um so stärker, je höher die Beleuchtungsstärke (b schwache, e starke Beleuchtung). Wird umgekehrt die Beleuchtung vermindert, so ergibt sich eine Verlängerung der Entwicklungsdauer, eine Zunahme der Größe und eine Erhöhung des Wachstumsmaximums, obwohl anfangs die Abnahme der Beleuchtung das Wachstum retardiert.

Formative Erfolge. Durch die bisher behandelten Beschleunigungs- wie Hemmungsreize muß die endliche Gestalt und die Größe der Pflanze nicht beeinflußt werden; sie wird aber tatsächlich häufig beeinflußt, und somit kommen wir zur Besprechung von formativen Einflüssen des Lichtes; einen solchen haben wir soeben bei Avena kennen gelernt. Dabei haben wir Wirkungen zu unterscheiden, die von der Intensität, von der Richtung und von der Qualität des Lichtes herrühren.

Bei Besprechung der auffallenderen formativen Erfolge müssen heute die Studien von G. Klebs[48]) an Prothallien in den Vordergrund gestellt werden, denn Klebs hat hier zum erstenmal mit konstantem Licht von gemessener Stärke und bekannter Qualität gearbeitet. Dadurch ist eine Basis von grundlegender Bedeutung entstanden und alle älteren Untersuchungen, von denen später zu sprechen sein wird, erscheinen veraltet und ergänzungsbedürftig.

Wir berichten über das Verhalten von Pteris longifolia und bemerken nur, daß andere Farne sich zum Teil ebenso, zum Teil aber auch etwas anders verhalten. Daß die Keimung der Sporen an das Licht gebunden ist, wurde schon erwähnt. Was aber aus der Spore hervorgeht, kann bei sonst gleichen Umständen, d. h. bei Versorgung mit Nährstoffen, und bei passender Temperatur je nach der Beleuchtungsstärke ganz außerordentlich verschieden sein.

1) Es können sich lange, an der Spitze fortwachsende Schläuche bilden, in denen Querteilungen fast oder ganz fehlen; so in schwachem Licht. Bei Beleuchtung mit 27 MK. einer Osramlampe z. B. entstehen Fäden bis zu 2,2 mm Länge, die oft nur aus einer Zelle gebildet sind. Die Zelle wird also mehr als 100mal so lang wie normale Zellen (Fig. 26 B).

2) Die Fäden können bei gleicher Gestalt Querteilungen aufweisen, um so zahlreicher, je stärker die Beleuchtung ist; die Zellen nehmen also an Länge immer mehr ab (Fig. 26 A).

3) Bei 250 MK. Osramlicht entstehen flächenförmige Prothallien; sie sind anfangs noch schmal und wachsen terminal. Bei

höherer Intensität aber bildet sich das „seitliche Meristem" aus und es entstehen herzförmige Prothallien. Je höher die Intensität der Beleuchtung, desto früher folgt auch die Flächenbildung; bei 8000 MK. schon in der zweiten Zelle des Keimfadens.

4) Endlich bei 500—1000 MK. oder mehr erfolgt auch Teilung in der dritten Richtung des Raumes: es bildet sich in der Mittellinie des Prothalliums ein Zellkörper aus.

Klebs hat sich nicht auf das Studium der Beleuchtungsstärke beschränkt, sondern hat auch die Lichtqualität beachtet; er hat statt des weißen Lichtes einerseits rotes, andererseits blauviolettes verwandt. Es zeigte sich, daß die roten Strahlen in hohem Maße die Längsstreckung der Prothalliumzellen fördern bei gleichzeitiger Einschränkung der Teilung (Fig. 26 *A*, *B*). Auch nachträglich können noch am hellen weißen oder blauen Licht entstandene Zellen durch rotes Licht zu einer Streckung auf ihre 116-fache Länge gezwungen werden (Fig. 26 *D*). Bei hoher Intensität des roten Lichtes erfolgt freilich Flächenbildung, aber nur bei Gegenwart von Kohlensäure. Schließt man die Assimilation aus, dann entstehen auch im hellsten roten Licht lange ungeteilte Schläuche.

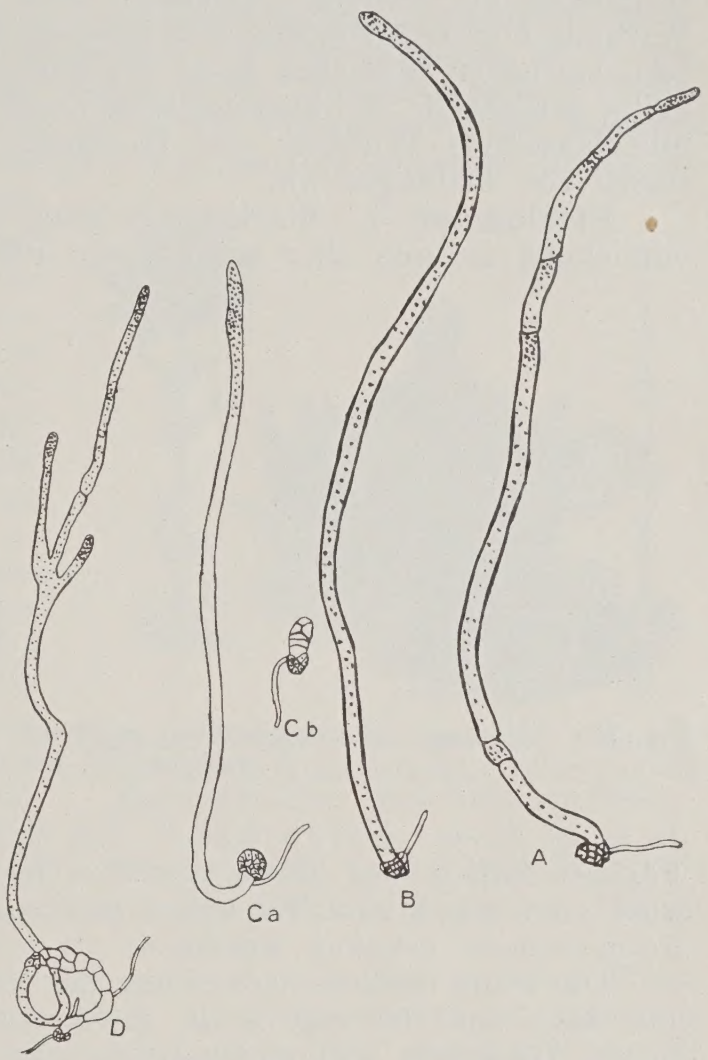


Fig. 26. Pteris longifolia nach Klebs. Sporen ununterbrochen mit 1000 MK. Osramlicht bestrahlt. *A* in 200 cm, *B* in 240 cm, *C* in 35 cm Entfernung. Vergr. 84×. *Ca* unter Rotglas, *Cb* unter Blauglas. *D* junges Prothallium, nachträglich unter Rotglas gebracht: Auswachsen der Endzelle. Vergr. 56×.

Durch die blauvioletten Strahlen dagegen wird das Streckungswachstum stark eingeschränkt und dafür Flächenwachstum mit Quer- und Längsteilung erzielt (Fig. 26 *Cb*); im Extrem kann aus der Spore sofort ohne Keimfaden ein flächenförmiges Prothallium entstehen; auch können im roten Licht gebildete lange Schläuche im blauen Licht nachträglich gefächert werden. Diese Wirkung ist von der Intensität der Strahlen weitgehend unabhängig.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß bei der Lichtwirkung auf die Sporen von Pteris mindestens zwei verschiedene photochemische Vorgänge zu unterscheiden sind. Der eine besteht in der Erzeugung organischer Substanz, und ihn kann man die trophische Lichtwirkung nennen. Der andere zeigt sich in der direkten Ein-

wirkung auf Wachstumsvorgänge wie Streckung und Teilung; da spricht Klebs von der „blastischen“ Wirkung des Lichts und er nimmt an, daß sie mit der Entstehung eines Katalysators zusammenhängt.

Im roten Licht besteht ein Antagonismus zwischen blastischer und trophischer Wirkung: die blastische fördert die Streckung, die trophische die Teilung. Demnach muß je nach der Intensität die Wirkung eine verschiedene sein (solange die CO_2 nicht ausgeschlossen ist): bei hoher Intensität kann die trophische Wirkung die blastische völlig verdecken. Bei blauviolettem Licht dagegen arbeiten trophische und blastische Wirkung auf Hemmung des Wachstums und Eintreten von Teilungen hin.

Etiolement[70]**.** Starke Streckung infolge von völliger Lichtentziehung ist nun aber bei höheren Pflanzen schon lange bekannt.

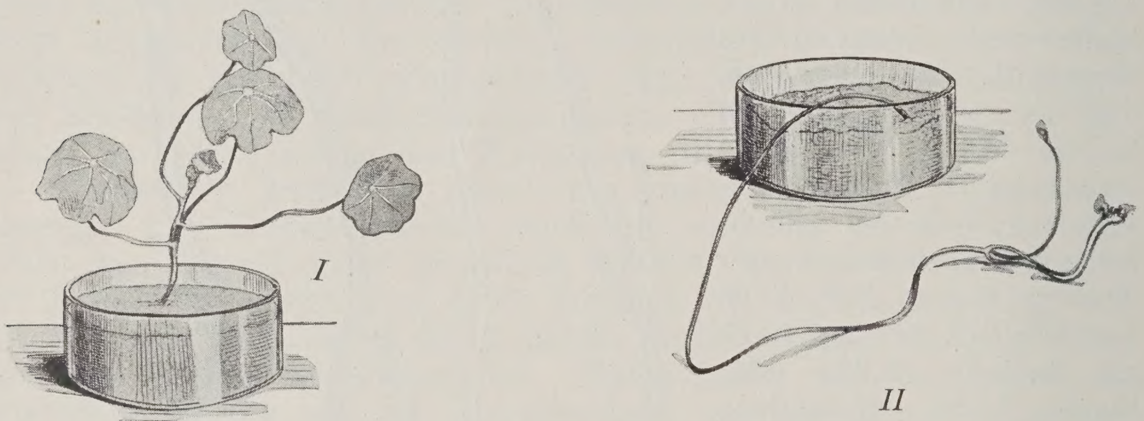


Fig. 27. Keimlinge von Tropaeolum, gleich alt. *I* am Licht, *II* im Dunkeln erwachsen. $^1/_4$ nat. Gr.

Ja es ist dieses „Etiolement“, das sich vom Rotlichtwachstum der Farnprothallien nur durch gewisse Komplikationen unterscheidet, wohl eine der ersten Tatsachen gewesen, die auf dem Gebiete des Formwechsels erkannt wurden.

Die reine Etiolementswirkung der Verdunklung kommt natürlich nur dann zur Geltung, wenn nicht mit der Lichtentziehung noch andere Umstände sich gleichzeitig verändern. Eine indirekte Folge ist z. B. bei grünen Pflanzen das Aufhören der CO_2-Assimilation und der dadurch bedingte Nahrungsmangel. Wir setzen deshalb, wenn wir jetzt die verschiedenen Typen des Etiolements betrachten, voraus, daß ein solcher Nahrungsmangel ausgeschlossen ist, d. h. wir lassen Pflanzen im Dunkeln wachsen, die mit Reservestoffen reichlich versehen sind (Samen, Knollen, Bäume). Vergleichen wir nun eine etiolierte Keimpflanze von Tropaeolum majus (Fig. 27 *II*) mit einer gleich alten, am Licht erwachsenen (Fig. 27 *I*), so finden wir, von den Farbenunterschieden abgesehen, bei ersterer die Internodien und auch die Blattstiele übermäßig verlängert, die Blattspreiten dagegen klein und unentwickelt. — Aehnlich wie Tropaeolum verhält sich die Mehrzahl der Dikotylen, die normalerweise entwickelte Internodien haben; sie verlängern aber nicht nur ihre Internodien, sondern sie bilden eventuell auch eine größere Zahl aus als am Licht: so entfalten z. B. manche Bäume bei Lichtabschluß proleptisch die

70) Mac Dougal 1903 Influence of light and darkness upon growth and development. New York. Hier die ältere Literatur.

nächstjährigen Knospen[71]). Aber auch bei Pflanzen, die gewöhnlich gestauchte Internodien haben, bei sogenannten Rosettenpflanzen[72]), wie Sempervivum, kann das Etiolement in Verkleinerung der Blätter und Streckung der Internodien, also in einer Auflösung der Blattrosette, bestehen (Fig. 28 *III*). Dies trifft indes nicht überall zu. Organe, die normalerweise im Dunkeln wachsen, reagieren naturgemäß auf die Dunkelheit anders als die am Licht gedeihenden. Sonst wäre ja z. B. die Ausbildung von Zwiebeln mit gestauchten Internodien im Boden gar nicht möglich. Zwiebelpflanzen, z. B. die zwiebeltragenden Oxalisarten, zeigen in der Tat ganz andere Etiolementserscheinungen. Bei ihnen bleibt die Verlängerung des Stammes vollkommen aus; dafür verlängern sich aber die einzelnen Blattstiele ganz beträchtlich, während die Blattlamina klein bleibt[72a]). Bei Oxalis Deppei z. B. waren im Dunkeln wachsende und noch nicht ausgewachsene Blattstiele 58—78 cm lang, während die Kontrollexemplare, die in einem Zimmer bei mäßiger Beleuchtung standen, Blattstiele von 18—23 cm aufwiesen.

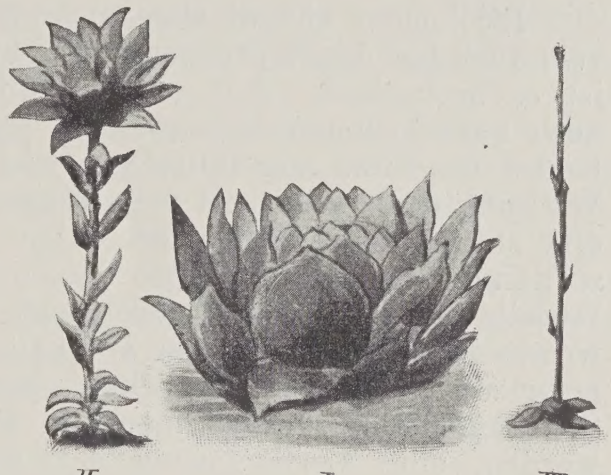


Fig. 28. Sempervivum assimile. *I* normal, *II* im feuchten Raum erwachsen, *III* im dunkeln Raum erwachsen. Nach BRENNER (1900).

An das Verhalten der Oxalisarten schließen sich viele Monokotylen an, bei denen die Stengel im Wachstum hinter den Blättern zurückzustehen pflegen. Diese Pflanzen bilden im Licht wie im Dunkeln ungefähr gleich lange Sprosse, dagegen erfahren im Dunkeln die Blätter durch andauernde Tätigkeit ihres basalen Meristems eine bedeutende Ueberverlängerung, bleiben aber im allgemeinen schmaler als am Licht.

Das Etiolement drückt sich nicht nur in der äußeren Form, sondern auch im innern Bau aus[72c]). Die Zellen der überverlängerten Organe pflegen größer zu sein als die normalen; umgekehrt verhält sich die Zellgröße in gehemmten Organen. Vor allem aber wird die natürliche Gewebedifferenzierung durch die Dunkelheit stark gehemmt. Im Laubblatt unterbleibt also die Differenzierung in Pallisaden- und Schwammparenchym, und im Stengel wird die Ausbildung des Sklerenchyms stark behindert. So kommt es, daß etiolierte Sprosse nur eine geringe Festigkeit haben, nicht imstande sind, ihr eigenes Gewicht zu tragen, und sich dementsprechend lagern. Mit KÜSTER[72b]) bezeichnet man eine derartige Gewebeausbildung als „Hypoplasie“.

Man hat sich gewöhnt, die zwei besprochenen Typen des Etiolements als den der Monokotylen und den der Dikotylen zu unterscheiden. In beiden Abteilungen gibt es aber Pflanzen genug, die als Ausnahmen bezeichnet werden müssen, insofern

71) JOST 1893 Bot. Ztg. **51** 106.
72) WIESNER 1891 Ber. Bot. Ges. **9** 46. BRENNER 1900 Flora **87** 23.
72a) JOST 1895 Jahrb. wiss. Bot. **27** 403.
72b) KÜSTER Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Jena.
72c) RAUWENHOFF Ann. sc. nat. Bot. Ser. 6, **5** 267.

als sie überhaupt nicht etiolieren oder sich beim Etiolement anders verhalten als ihre Verwandten. Zu den Pflanzen, die im Dunkeln keine Ueberverlängerung der Achse zeigen, gehören einige Schlingpflanzen, wie Humulus und Dioscorea; ihr Verhalten erscheint begreiflich, wenn man bedenkt, daß bei den Schlingpflanzen schon am Licht übermäßig lange Internodien mit lange Zeit klein bleibenden Blättern ausgebildet werden. Ferner sind Gewächse bekannt, bei denen im Dunkeln die Blattflächen nicht wesentlich kleiner ausfallen als am Licht, so Beta, Taraxacum und Tragopogon. Keine Verlängerung der Sprosse findet unter den Dikotylen, wie bemerkt, bei den zwiebeltragenden Oxalisarten statt, während sich unter den Monokotylen Tradescantia fast wie eine Dikotyle verhält: die Blätter bleiben klein und die Internodien werden lang; ferner bilden die Paniceen unter den Gräsern, z. B. der Mais, sehr stark verlängerte Hypokotyle aus, und die Blätter der Hyacinthe werden im Dunkeln schmaler und kürzer als am Licht. Bei den Kakteen endlich bleiben die im Dunkeln erwachsenen Sprosse kürzer, oft sehr beträchtlich kürzer, als am Licht[73]).

Etiolement kommt aber nicht nur bei den Mono- und Dikotylen vor, auch bei den Gymnospermen, Farnen, Moosen, Algen und Pilzen ist es beobachtet. Auf einige Fälle wird aus besonderen Gründen noch zurückzukommen sein, hier seien nur einige Beispiele aus der Reihe der Pilze angeführt[74]). Sehr auffallend macht sich z. B. die Wirkung der Dunkelheit bei einigen Coprinusarten geltend, bei denen eine starke Verlängerung der Stiele und eine Verkleinerung der Hüte stattfindet; im Extrem geht das so weit, daß bei gewissen Arten die Hutbildung überhaupt unterdrückt wird (z. B. Copr. stercorarius), womit dann ein Erfolg der Dunkelheit konstatiert ist, den man nicht mehr als Etiolement bezeichnen kann. Eine Ueberverlängerung der Sporangienstiele ist bei manchen Mucorineen (Pilobolus) beobachtet worden, eine Verlängerung des Perithecienhalses auf die 5-fache Länge bei Sphaeria velata. — Durch großen Wassergehalt der Luft wird oft eine ähnliche Formänderung wie durch Verdunklung herbeigeführt (vgl. Fig. 28 *II*), und es mag wohl sein, daß manche Etiolementserscheinungen gerade bei Pilzen in erster Linie von der Dampfsättigung der Luft herrühren[74a]).

Bei der Frage nach den Ursachen des Etiolements hat man besonderen Nachdruck auf das eben besprochene Etiolement der Pilze gelegt, um damit zu beweisen, daß die Untätigkeit des Chlorophylls ohne Bedeutung sei. Wenn nun aber das Pilzetiolement mehr durch Feuchtigkeit als durch Lichtmangel bedingt ist, so fällt seine Beweiskraft in dieser Frage weg. — Daß im Prinzip die Etiolementwirkung vor allem durch das Fehlen der blauvioletten Strahlen bedingt ist, zeigt sich aus dem Erfolg der Kultur in rotem Licht, in dem analog wie bei den Farnprothallien starke Ueberverlängerung der Stengel auftritt[74b]). Und da im roten Licht ein Ergrünen und auch eine Assimilation möglich ist, so wird man doch betonen müssen, daß im allgemeinen nicht die Hemmung der Assimilation als Ursache des Etiolements gelten kann[75]).

---

73) Voechting 1894 Jahrb. wiss. Bot. **26** 438. Goebel 1895 Flora **80** 96. Andere Resultate für Opuntia bei Mac Dougal 1903 S. 131.

74) Pfeffer Physiologie II S. 102.

74a) Lakon 1907 Annales mycologici **5** 155.

74b) Sachs 1864 Bot. Ztg. **22** 353. Wiesner 1893 Sitzungsber. Wien 102. Abweichende Resultate bei Trumpf Diss. Hamburg. Auszug.

75) In einzelnen Fällen, nämlich bei Farnprothallien, ist freilich gefunden worden (Klebs[48]), daß in hellem roten Licht bei CO_2-Entzug Etiolement auftritt, wenn bei gleicher Intensität und Qualität des Lichtes bei ungestörter Assimilation das Etiolement unterbleibt. Solche Erfahrungen zeigen eben, wie kompliziert die Lichtfragen sind.

Im gleichen Sinn zu bewerten ist die Tatsache, daß der Ausschluß der CO_2 am Licht keineswegs Etiolement herbeiführt[76]). Ebensowenig führt das Fehlen des Chlorophylls zum Etiolement: eine völlig chlorophyllfreie (panachierte) Pflanze von Mercurialis[77]), am Licht kultiviert, wies normale Dimensionen auf; über ihr Verhalten im Dunkeln wird uns leider nichts berichtet.

Schon aus den Ergebnissen von KLEBS mit Farnprothallien geht hervor, daß Etiolementserscheinungen mit jeder Herabminderung des Lichtes sich einstellen, daß also keineswegs absolute Dunkelheit erforderlich ist. Die Versuche von TRUMPF[78]) haben bei Phaseolus erwiesen, daß die Lichtmenge von maßgebender Bedeutung ist. Gleiches Etiolement läßt sich also bei intermittierender Beleuchtung ebensowohl durch kurze Belichtung in hoher Beleuchtungsstärke wie durch längere Belichtung in niedriger Beleuchtungsstärke erzielen[79]).

In der Wirkung des Lichtes, genauer des blauen Lichtes, das Etiolement zu verhindern, hat man früher gewöhnlich eine Reizwirkung gesehen. Wenn aber nach TRUMPF diese Lichtwirkung sich auch bei niederer Temperatur genau ebenso geltend macht, also an Pflanzen eintritt, die kältestarr sind, so wird man an eine photochemische Wirkung des Lichtes denken müssen, bei der gewisse Stoffe entstehen, und zwar offenbar proportional der Lichtmenge. Was für Stoffe das sind, ist freilich noch ganz unklar. — Trotzdem darf man nicht glauben, daß das Etiolement nun eine einfache Erscheinung sei. Seine große Komplikation ergibt sich schon daraus, daß die Stengel der Dikotylen sich ja gewöhnlich gerade umgekehrt verhalten wie die Blätter. Offenbar spielen neben der direkten Wirkung der Verdunklung auch indirekte Folgen eine Rolle, sei es nun, daß die Ueberverlängerung der Sprosse den Blättern Nährstoffe wegnimmt oder daß die Wachstumshemmung der Blätter den Stengeln Baustoffe zur Verfügung stellt. So können Blätter im Dunkeln die normale Größe erreichen, wenn sie bei guter Ernährung durch Ausbrechen aller Knospen vor der Konkurrenz der Achsen geschützt sind[79a]), oder wenn die starke Streckung der letzteren durch einen geeigneten Verband verhindert wird[80]), oder wenn die Blätter nach Abtrennung von der Pflanze sich entwickeln[81]). Weiter ist auch zu bedenken, daß man im Etiolement gar nicht nur reine Dunkelheitswirkung zu sehen bekommt, daß vielmehr auch sekundäre Einflüsse des Lichtentzuges, vor allem die Hemmung der Transpiration, mit in Betracht kommen (S. 73), wie das für die Pilze schon angedeutet wurde.

---

76) E. FÜRTH 1921 Bot. Cbl. N. F. **1** 807.

77) SCHROEDER 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 49.

78) TRUMPF 1922 Auszug aus der Diss. Hamburg.

79) Da die künstlichen Lichtquellen gegenüber dem Tageslicht immer schwach sind, so ist vielfach in Versuchen mit elektrischer Beleuchtung Etiolement eingetreten, so z. B. in den älteren Versuchen von BONNIER 1885 (Revue gén. de bot. No. 78—82; vgl. auch MAC DOUGAL Anm. 70, S. 207), den neueren von KLEBS (1914 Abh. Heidelberger Akad. math.-nat. Kl.) mit Buchen. Es liegt kein Grund vor, mit BONNIER zu glauben, die kontinuierliche Beleuchtung hätte in seinen Versuchen diesen Effekt gehabt.

79a) JOST 1895 Jahrb. wiss. Bot. **27** 403.

80) PALLADIN 1890 Ber. Bot. Ges. **8** 364.

81) RIEHM 1905 Zeitschr. f. Naturwiss. **77**. TRUMPF ([78]) leugnet diese Korrelationen.

Auch die biologische Bedeutung des Etiolements ist hier kurz zu besprechen[82]). Die Ueberverlängerung bestimmter Organe dürfen wir als eine nützliche Erscheinung, als den Versuch der Pflanze, der Dunkelheit zu entfliehen, betrachten. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es gleichgültig, ob die Internodien des Stengels oder die Blattstiele sich verlängern. Die Hauptsache ist, daß die speziell lichtbedürftigen Organe aus dem Dunkeln herausgehoben werden. Als zweckmäßig kann dann noch bezeichnet werden, daß die Blätter klein bleiben, solange sie nicht funktionieren können. Inwieweit auch bei den Fruchtkörpern der Pilze oder Moose die Ueberverlängerung von Nutzen ist, verdient noch nähere Untersuchung. — In unseren im dunkeln Raum ausgeführten Versuchen hat freilich keine Pflanze einen Nutzen vom Etiolement; an ihrem natürlichen Standort aber kommen z. B. die anfänglich unterirdisch wachsenden Sprosse oder kriechenden Teile, die mit Laub bedeckt oder mit Erde verschüttet wurden, durch Etiolement in Verbindung mit ihrem Geotropismus (Kap. 5. 1) wieder ans Tageslicht. Durch Etiolement und Phototropismus (Kap. 5. 2) gelangt die Pflanze ganz allgemein an die für sie günstige Lichtintensität.

Weitere formative Wirkungen des Lichtes. Jede Lichtintensität, die einer Pflanze während ihrer Entwicklung zufließt, prägt sich im fertigen Zustand in der Gestalt und auch im Bau der Organe aus. Je größer die Lichtintensität, desto größer im allgemeinen die Blattfläche, desto kürzer die Internodien. Das zeigt schon der Vergleich etiolierter Pflanzen mit normalen; etiolierte Blätter können eventuell noch nachträglich durch Beleuchtung zu erneutem Wachstum gezwungen werden[83]). Ob aber die Proportionalität zwischen Blattgröße und Beleuchtungsstärke dauernd erhalten bleibt, oder ob bei höherer Beleuchtung schließlich auch das Flächenwachstum des Blattes gehemmt wird, das verdient neue Untersuchung. Stahl[84]) hatte ja seinerzeit festgestellt, daß die Schattenblätter vieler Pflanzen größer (und dünner) sind als die Lichtblätter; kein Zweifel, daß er zum Teil die Erfolge einer verstärkten Transpiration nicht von denen der Beleuchtung unterschied. — Auch in der inneren Struktur des Blattes herrschen große Differenzen. Das Lichtblatt zeigt längere Pallisaden, nicht selten auch mehrere Reihen von Pallisadenzellen; im Schattenblatt dominiert das Schwammparenchym (Fig. 29). Bei späterer Gelegenheit wird zu zeigen sein, daß hier weit kompliziertere Verhältnisse vorliegen, als man früher geglaubt hatte.

Aus der Fülle von Beispielen, die für den formativen Einfluß verschiedener Lichtintensitäten bekannt geworden sind, seien nur noch wenige herausgegriffen. — Bei Pflanzen der verschiedensten Verwandtschaft kann man sogenannte „Jugendformen" beobachten, die der „Folgeform" in der Entwicklung vorausgehen. Nicht selten ist die Jugendform einer geringeren Lichtintensität angepaßt als die Folgeform. Das trifft z. B. für Campanula rotundifolia zu, die nur in der Jugend die auf niedrige Lichtintensität gestimmten Rundblätter macht, nach denen sie benannt ist. Wie Goebel[85]) zeigen konnte, kehrt die Pflanze nach Ausbildung der linealen Blätter wieder zur Rundblattbildung zurück, wenn sie in niedriger

82) Godlewski 1889 Biol. Cbl. **9** 481. Darwin 1896 Journ. R. Horticult. Soc. **19** (Bot. Ztg. 1896). Küster erhebt Bedenken gegen diese Aufffassung; wir verweisen auf ihn, ohne ihm beitreten zu können. Küster 1916 Pathol. Pflanzenanatomie 2. Aufl. S. 401. Jena

83) Schönfeld 1914 Beitr. z. Biologie **12** 351.

84) Stahl 1883 Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. **16**. Nordhausen 1903 Ber. Bot. Ges. **21** 30. Dufour 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 483.

85) Goebel 1896 Flora **82** 1. Abb. in Organographie 2. Aufl. S. 408.

Lichtintensität kultiviert wird. — Weitere Beispiele für ein solches Verhalten liefern: die Alge Batrachospermum mit der Jugendform Chantrasia[86]), die Moospflanze mit dem Moosprotonema[87]). Im Anschluß hieran können gewisse Kakteen (Opuntia, Phyllocactus) angeführt werden, deren Sprosse nur am Licht abgeflacht sind, während im Dunkeln „Rückschläge" zu der ursprünglichen, radiären Stammform ausgebildet werden[88]).

Da die verschiedenen Organe einer Pflanze oft ganz verschiedene Ansprüche an die Lichtintensität machen, so kann bei nicht zusagender Beleuchtung die Entstehung oder die Entfaltung eines bebestimmten Organs verhindert werden, oder es kann in andere Bahnen gedrängt werden, so daß es schließlich in ein anders geartetes umgewandelt wird. Beispiele hierfür liefern schon die Pilze. Bei Pilobolus microsporus unterbleibt im Dunkeln die Anlage des Sporangiums, während die sterile Trägerzelle ihr Wachstum über das normale Maß hinaus fortsetzt; ein analoges Vorkommnis bei Coprinus wurde schon oben gestreift (S. 52). Bei Bryopsis, einer einzelligen, aber verzweigten Siphonee, gelingt[89]) es durch Verdunklung, blattähnliche Auszweigungen in Rhizoiden, umgekehrt Rhizoiden durch Beleuchtung in „Sprosse" zu verwandeln.

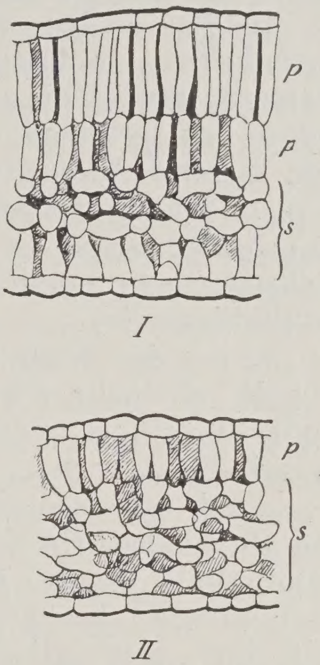


Fig. 29. Querschnitte durch Blätter einer Blutbuche nach Nordhausen. *I* Lichtblatt, *II* Schattenblatt.

Von den höheren Pflanzen führen wir hier nur das Verhalten der Wurzeln an. Diese entstehen manchmal nur bei Verdunklung, und deshalb können an etiolierten Pflanzen Luftwurzeln auftreten, die an der Lichtpflanze fehlen, auch wenn diese in feuchter Luft kultiviert wird.

Licht und Färbung der Pflanze. Neben der Form der Pflanze wird auch die Farbe weitgehend vom Licht beeinflußt. Bekannt ist ja, daß etiolierte Pflanzen sich durch weiße Stengel und durch gelbe Blätter auszeichnen, da sich der Chlorophyllfarbstoff im Dunkeln zumeist nicht ausbilden kann. Wir haben aber allen Grund, diese Farbenänderung vom eigentlichen „Etiolement" zu trennen und unter Etiolement eben nur die „Ueberverlängerung" bzw. „Verkürzung" zu verstehen, denn wir kennen ein solches „Etiolement" auch ohne gleichzeitigen Chlorophyllmangel. Durch geeignete intermittierende Beleuchtung kann[90]) man etiolierte Pflanzen ergrünen lassen, während bei Zuführung der gleichen Lichtmenge (jedoch bei stärkerer Intensität und kürzerer Dauer) die Chlorophyllbildung unterbleibt — dabei zeigen die beiden Pflanzen in der Form keine Unterschiede. Auch werden später noch Faktoren außer der Dunkelheit zu betrachten sein, die zu einer Ueberverlänge-

86) Goebel 1889 Flora **72** 1.
87) Klebs 1893 Biol. Cbl. **13** 641.
88) Goebel 1895 Flora **80** 96. Voechting 1894 Jahrb. wiss. Bot. **26** 438.
89) Winkler 1900 Jahrb. wiss. Bot. **35** 449.
90) Trumpf s. Anm. 78.

rung führen, ohne das Chlorophyll zu stören. Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, bei denen die Chlorophyllbildung vom Licht unabhängig ist, und bei denen doch ein ausgesprochenes Etiolement im Dunkeln stattfindet[91]). Das scheint bei sämtlichen Algen[92]) und Moosen der Fall zu sein, während sich die Pteridophyten verschieden verhalten; die Equisetaceen bilden wie die Phanerogamen kein Chlorophyll aus; die Filicineen dagegen ergrünen auch im Dunkeln. Von besonderem Interesse sind dann die Gymnospermen. Während die erwachsenen Pflanzen hier durchweg im Dunkeln kein Chlorophyll produzieren können, sind die Keimpflanzen der Coniferen und von Ephedra (nicht aber die von Gnetum) dazu befähigt[93]).

In den Fällen, wo im Dunkeln nur die Ausbildung eines gelben Farbstoffes im Chloroplasten erfolgt, genügt bei nicht zu alten Blättern häufig eine kurze nachträgliche Beleuchtung, um das Ergrünen zu erzielen. Liro[94]) hat nachgewiesen, daß im Dunkeln eine farblose Vorstufe des Chlorophylls entsteht, die dann am Licht ganz unabhängig vom Leben der Zelle in Chlorophyll übergeht. Die Chlorophyllmenge ist bis zu einem gewissen Grad der einfallenden Lichtmenge proportional; höhere Intensitäten hindern aber die Chlorophyllbildung[95]).

Indes das Ergrünen erfolgt nicht in allen Wellenlängen gleich schnell, vielmehr scheinen die Strahlen, die am meisten im Chlorophyll absorbiert werden, auch für seine Bildung am günstigsten zu sein[96]).

Auch gewisse Begleitstoffe des Chlorophylls, das Phykozyan und Phykoerythrin der Cyanophyceen, verhalten sich ähnlich wie das Chlorophyll gegen Licht verschiedener Wellenlänge. Wie zuerst Gaidukow[97]) beobachtete, haben gewisse Cyanophyceen die Fähigkeit der „chromatischen Adaptation", d. h. sie nehmen eine Färbung an, die komplementär ist zu der herrschenden Lichtfarbe. Diese Angaben stießen zuerst[98]) auf Widerspruch; doch hat neuerdings Boresch[99]) in sehr exakter Weise gezeigt, daß sie wenigstens für gewisse Cyanophyceen, z. B. Hormidium lamellosum, zutreffen; diese Alge wird in rotem und orangerotem Licht blaugrün, in grünem Licht violett, während blauviolettes Licht ohne Einfluß bleibt. Die Ursache der Erscheinung ist die, daß in rotem Licht das blaugrüne Phykozyan, in grünem aber das violette Phykoerythrin

91) Schimper 1885 Jahrb. wiss. Bot. **16** 1.

92) Dangeard (Bot. Cbl. N. F. **1** 47) hat Scenedesmus 8 Jahre lang im Dunkeln gehalten; es trat dauernd Vermehrung und Chlorophyllbildung ein.

93) Sachs 1862 Flora **45** 186; 1864 Flora **47** 505. Burgerstein 1900 Ber. Bot. Ges. **18** 168.

94) Liro 1908 Annal. ac. Fennicae Ser. A **1** 1. Nach Monteverde und Lubimenko (1911 Biol. Cbl. **31** 449) wird in völliger Dunkelheit ein Stoff gebildet (Chlorophyllogen), der am Licht in Chlorophyll, im Dunkeln durch Alkoholwirkung in „Protochlorophyll" übergeht. — Letzteres ist ein grüner, rot fluoreszierender Stoff, der demnach in alkoholischen Auszügen etiolierter Pflanzen, nicht aber in den intakten Pflanzen sich findet.

95) Lubimenko 1909 Annales sc. nat. Bot. (9) **7** 321.

96) Reinke 1893 Sitzungsber. Berlin S. 527. A. Schmidt 1914 Beitr. z. Biol. **12** 269.

97) Gaidukow 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 1. Dangeard 1911 Compt. rend. **153** 293.

98) Schindler 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 497.

99) Boresch 1921 Archiv f. Protistenkunde **44** 1. Vgl. Harder 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 224.

seine optimale Bildungsbedingung hat, jeder Farbstoff also vorzugsweise in dem Licht entsteht, das er absorbiert.

Auf das recht verschiedenartige Verhalten anderer Pflanzenfarbstoffe (wie z. B. Anthozyan) gegenüber dem Licht gehen wir hier nicht ein[100]).

Einfluß der Lichtrichtung auf die Organbildung. Einseitig einfallendes Licht, also ungleich intensive Beleuchtung verschiedener Stellen der Pflanze, führt oft zu bemerkenswerten formativen Erfolgen. Sehr häufig entscheidet nämlich bei polar differenzierten Pflanzen die Lichtrichtung, was zur Basis, was zur Spitze oder was Wurzel und was Sproß werden soll. Bei Equisetum stellt sich[101]) die erste Scheidewand in der keimenden Spore senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes, und sondert so eine im Schatten liegende Wurzelzelle von der beleuchteten Prothalliumzelle. Auch bei den befruchteten Eiern der Fucaceen[102]) wird die Polarität durch das Licht bestimmt, wenn auch in etwas anderer Weise als bei Equisetum. Es erfolgt nämlich die Scheidewandbildung relativ spät, nachdem lange zuvor der Wurzelpol durch Auswachsen kenntlich geworden ist. Auch tritt diese Keimung hier in völliger Dunkelheit ein, doch wird sie durch einseitiges Licht derartig gerichtet, daß der Wurzelpol an der dunkleren Seite sich bildet. Dabei zeigt sich aber, daß das Licht erst von einer bestimmten Zeit an (11 Stunden nach der Befruchtung) seinen Einfluß ausübt und daß es dann 2 Stunden einwirken muß. In den darauf folgenden Stunden läßt eine veränderte Lichtrichtung noch eine Verschiebung der Wurzelanlage zu, später ist die Polarität fest fixiert. Daß es sich indes bei diesen Erfolgen nicht um die Richtung des Lichtes, sondern um die Verteilung der Helligkeit handelt, zeigen Versuche mit intermittierender entgegengesetzter Beleuchtung, bei der das Rhizoid seitlich an der dunkelsten Stelle auftritt[103]), sowie die Erfahrungen Nienburgs[104]) bei Fucus, die ganz den im Kap. 5, 2 bei Behandlung des Phototropismus mitgeteilten entsprechen. Aehnlich dürften sich wohl zahlreiche niedere Pflanzen verhalten, während bei anderen, und zumal bei den höheren, die Polarität unzweifelhaft unabhängig von äußeren Einflüssen entsteht.

Auch die Symmetrie des Pflanzenkörpers kann von der Lichtrichtung abhängen, indem derselbe allseitig beleuchtet radiär, einseitig beleuchtet dorsiventral wird. So stehen bei Antithamnion cruciatum in zerstreutem Licht die aufeinanderfolgenden Auszweigungen annähernd gekreuzt; bei einseitigem Lichteinfall dagegen stellen sie sich alle in eine Ebene, die senkrecht zur herrschenden Lichtrichtung steht. Die Seitenzweige vieler Bäume legen allseitig Knospen an, da aber nur die stärker beleuchteten sich weiter entwickeln, erfolgt die Verzweigung dorsiventral; so entfalten sich[105]) bei den vorwiegend von oben beleuchteten Zweigen der Weide die Knospen

100) Sachs 1863 Bot. Ztg. Beilage. Askenasy 1876 Bot. Ztg. **34** 1. Linsbauer 1908 Wiesner-Festschr. Noack 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 1.

101) Stahl 1885 Ber. Bot. Ges. **3** 334.

102) Winkler 1900 Ber. Bot. Ges. **18** 297. Kniep 1907 Jahrb. wiss. Bot. **46** 635.

103) Vgl. Wulf 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 264.

104) Nienburg 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 38. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Helgoland **15**.

105) Wiesner 1895 Sitzungsber. Wien **104**.

der Oberseite, bei den aufrechten und mehr von unten beleuchteten Zweigen der Pappel die der Unterseite. Andere Objekte bilden sich immer dorsiventral aus, das Licht entscheidet nur, welche Seite zur Rücken-, welche zur Bauchseite wird. So treten an den Sprossen von Lepismium radicans, Hedera Helix die Wurzeln nur auf der Schattenseite auf; am Rhizom von Caulerpa bilden sich auf der Lichtseite die Blätter, auf der Gegenseite die Wurzeln, und an den Farnprothallien entstehen Wurzelhaare und Geschlechtsorgane, an dem Thallus der Marchantien die Wurzelhaare vorzugsweise auf der Schattenseite, das Assimilationsparenchym auf der Lichtseite. Auch bei Laubmoosen[106]) und bei höheren Pflanzen kann die Lichtrichtung die Dorsiventralität bestimmen: z. B. bei den Wurzeln gewisser Orchideen[107]) und den Sprossen von Thuja[108]) und Begonia[109]). In den meisten Fällen gelingt es dann, durch Aenderung der Beleuchtungsrichtung die Dorsiventralität des neuen Zuwachses umzukehren: Farnprothallien z. B. können, bei Beleuchtung von unten her, zur Ausbildung der Geschlechtsorgane auf der Oberseite gezwungen werden; bei den Marchantien[110]) dagegen ist eine einmal induzierte Dorsiventralität sofort fixiert, und der Neuzuwachs richtet sich nicht mehr nach äußeren Faktoren, sondern nach dem fertigen Teil, dessen weiteren Aufbau er fortsetzt.

In nahem Zusammenhang mit der Dorsiventralität steht die Heterotrophie[111]), die Erscheinung, daß Dickenwachstum und Blattbildung auf der Ober- und Unterseite eines dorsiventralen Sprosses verschieden ausfällt. Eine besonders auffallende Heterotrophie liegt z. B. in der verschiedenen Größe der Blätter (Anisophyllie)[112]) vor, dic im Extrem dahin führt, daß die oberseits stehenden so klein ausfallen, daß sie nur noch bei genauer Untersuchung wahrnehmbar sind. Solche Extreme pflegen freilich erblich fixiert zu sein (habituelle Anisophyllie); minder auffallende Anisophyllie ist durch äußere Faktoren bedingt, unter denen die Lichtrichtung häufig eine gewisse Rolle spielt.

Wellenlänge. Bisher war stets von sichtbaren Strahlen die Rede, und bei Gelegenheit wurde betont, daß Strahlen verschiedener Wellenlänge ganz verschiedene physiologische Bedeutung haben. Aber auch Strahlen außerhalb des sichtbaren Teiles des Spektrums können von Einfluß auf die Pflanzengestalt sein. Eine Zeitlang schrieb man dem ultravioletten Licht einen ganz besonderen Einfluß in dieser Hinsicht zu. Die betreffenden, von Sachs[113]) herrührenden Angaben haben sich aber nicht bestätigen lassen, vielmehr verursachen diese Strahlen (280 $\mu\mu$) in dem Maße, wie sie absorbiert werden, eine starke Schädigung, der eventuell eine stimulierende Wirkung vorausgehen kann[114]). Auch schwächer brechbare

106) Nemec 1906 Bull. Acad. Bohême **11** 1.
107) Goebel 1915 Biol. Cbl. **35** 209.
108) Frank 1873 Jahrb. wiss. Bot. **9** 147.
109) C. Rosenvinge 1889 Revue gén. bot. **1** 153.
110) Dachnowski 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 258.
111) Wiesner 1892 Sitzungsber. Wien **101** 657.
112) Nordhausen 1901 Jahrb. wiss. Bot. **37** 12. Figdor 1909 Die Erscheinung der Anisophyllie. Wien. 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 134.
113) Sachs 1887 Arb. Inst. Würzburg **3** 371.
114) Bovie 1916 Bot. Gaz. **60** 61. [Zeitschr. f. Bot. **8** 142, 392.] Ursprung u. Blum 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 385. Klebs 1917 Sitzber. Heidelberger Akad. math.-nat. Kl.

Strahlen können, wenn sie durch Zusatz geeigneter Farbstoffe zur Absorption kommen, schädigend wirken[115]). Auch die Wirkung von Röntgen-[116]) und Radiumstrahlen[117]) sowie der Radiumemanation ist schon studiert worden; überwiegend sind Schädigungen, nach sehr kurzer Einwirkung auch wohl Stimulierungen gefunden worden, wie nach der Einwirkung sehr verdünnter Gifte (S. 71).

3. Schwerkraft.

Wachstumsgeschwindigkeit. Wenn Hauptwurzeln und Hauptsprosse, die sich in der Natur durch einen lotrechten Wuchs auszeichnen, aus dieser ihrer Ruhelage herausgebracht werden, so machen sie Krümmungen, die sie in die alte Lage zurückbringen. In der Regel sind das Wachstumskrümmungen. Es wird später zu zeigen sein, daß die Ursache des ungleichen Wachstums in der Schwerkraft gefunden wurde, und daß man diese durch die Zentrifugalkraft ersetzen kann.

An dieser Stelle beschäftigt uns indes nur die Frage, ob auch eine in der Längsrichtung solcher Organe wirkende Schwerkraft das Wachstum beeinflußt. Daß das in der Tat der Fall ist, zeigen Erfahrungen an invers orientierten Pflanzen, an denen allgemein eine Hemmung des Wachstums beobachtet wurde[118]). Dieser Wachstumshemmung entsprechend zeigen auch die einzelnen Zellelemente im Holz eines invers gestellten Zweiges eine Verkürzung um 10 Proz. gegenüber dem normal orientierten Zweig[119]). Dagegen konnte bis vor kurzem eine Wirkung der Schwerkraft in der normalen Lage der Organe nicht beobachtet werden; auch wenn die wirkende Kraft (durch Benützung der Zentrifugalkraft) erheblich verstärkt oder abgeschwächt wurde[119a]), trat keine Aenderung in der Wachstumgeschwindigkeit ein. Erst bei hohen Schleuderkräften, die beträchtliche Veränderungen in der Anordnung des Zellinhaltes bedingen, treten auch Störungen im Wachstum ein[120]). In neuerer Zeit hat sich bei genauerer Prüfung aber doch gezeigt, daß auch die in der Längsrichtung der Pflanze wirkende Schwerkraft von Bedeutung für das Wachstum ist. Leider stimmen die beiden vorliegenden Untersuchungen nicht ganz überein. CLARA ZOLLIKOFER fand[121]), daß jeder Massenimpuls eine charakteristische Wachstumsreaktion hervorzurufen pflegt, die große Aehnlichkeit mit der durch Licht bedingten Reaktion zeigt. Diese „Schwerewachstumsreaktion“ zeigt sich einerseits in einem Wellenförmigwerden des zuvor gleichförmigen Wachstums, andererseits in einer Steigerung der durchschnittlichen Wachstumsgeschwindig-

---

115) HAUSMANN Jahrb. wiss. Bot. **46** 599. HANSSEN Zeitschr. f. Bot. **1** 307.

116) MIÈGE et COUPÉ C. rend. Ac. Sc. (Bot. Cbl. **132** 549). KÖRNICKE 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 416.

117) STOKLASA Bot. Cbl. **125** 500, **132** 565. KÖRNICKE 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 416. VOORMOLEN 1920 Rec. trav. bot. néerl. **15** 229.

118) HERING 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 499.

119) VOECHTING 1918 Unters. zur exp. Anat. u. Path. Tübingen.

119a) ELFVING 1880 Acta soc. Fennicae **12**. F. SCHWARZ 1881 Unters. Tübingen **1** 53. KONINGSBERGER 1922 Rec. trav. bot. néerl. **19**. M. M. RISS 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53**.

120) ANDREWS 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38** 1.

121) CLARA ZOLLIKOFER 1922 Rec. trav. bot. néerl. **18** 237.

keit, auf die nach etwa 4 Stunden eine Hemmung folgt. Dagegen trat in den Versuchen von Koningsberger eine deutliche Wachstumsbeschleunigung dann auf, wenn ein bisher in Horizontallage rotierender Sproß in die Vertikallage übergeführt wurde. Umgekehrt, bei Ueberführung in die Horizontallage, bleibt diese Reaktion aus. Da M. M. Riss bei Wurzeln gerade zum entgegengesetzten Resultat gekommen ist — sie fand in Vertikallage eine Wachstumshemmung gegenüber der Rotation in Horizontallage — nimmt Koningsberger an, Wurzel und Sproß verhielten sich verschieden. Auf diese Frage wird bei Behandlung des Geotropismus zurückzukommen sein.

Die formativen Erfolge der Schwerkraft sind recht häufig und bedeutend. Sofern es sich um Krümmungen handelt, die Organe unter dem Einfluß einseitiger Schwerkraft ausführen, werden diese bei Besprechung der Bewegungen näher zu behandeln sein (geotropische Bewegungen); hier ist nur auf die Abhängigkeit der Symmetrie und der Polarität der Pflanze von ihrer Lage zur Schwerkraft hinzuweisen. Im allgemeinen sind Pflanzenteile, deren Längsachse mit der Richtung der Schwerkraft zusammenfällt, radiär symmetrisch, anders orientierte können aber dorsiventral sein. Die Dorsiventralität äußert sich im innern Bau sowie in der Verteilung und in der Ausgestaltung der Seitenglieder; am dorsiventralen Stamm sind die Zweige oder die Blätter entweder überhaupt nur auf der Oberseite ausgebildet, oder es unterscheiden sich, bei allseitiger Ausbildung, die Organe der Oberseite durch ihre Größe von denen der Unterseite (Heterotrophie). An der Anisophyllie ist die Schwerkraft meist mehr als das Licht beteiligt (vgl. S. 58), doch gelingt häufig die Trennung der Einwirkung dieser Faktoren im Experiment nicht[122]). Die Wurzeln pflegen an dorsiventralen Organen nur auf der Unterseite zu erscheinen. Dabei kann sich die Dorsiventralität entweder schon am Vegetationspunkt, also bei der Anlage der Organe, oder erst später bei ihrer Entfaltung geltend machen. Namentlich der letztere Fall ist sehr verbreitet und läßt sich besonders gut an Stecklingen, z. B. denen der Weide, demonstrieren[123]). Wird ein solcher Steckling im feuchten Raum in normaler Orientierung aufgehängt, so bildet er an seiner Spitze radiär angeordnete Seitensprosse, an der Basis ebensolche Wurzeln; ein mittlerer Teil bleibt frei von Auszweigungen. Wird der Steckling horizontal gelegt, so treten die Auszweigungen an den beiden äußersten Punkten in gleicher Weise wie bisher auf; es kommen aber an der Oberseite, von der Spitze aus basalwärts schreitend, noch eine Anzahl von Seitenzweigen und auf der Unterseite eine Anzahl von Wurzeln hinzu; der Zweig ist also dorsiventral geworden. Wird endlich der Steckling invers aufgehängt, so daß er also seine Spitze nach unten, seine Basis nach oben kehrt, so sieht man wiederum die größten Wurzeln an der Basis, die größten Sprosse an der Spitze, aber beiderlei Bildungen schreiten weiter nach dem anderen Pol vor als bei Normalstellung. Es ist also ein deutlicher Einfluß der Schwerkraft auch in diesem Fall zu bemerken, aber es gelingt der Schwerkraft nicht, die existierende Polarität umzuändern. Das gleiche zeigt sich auch an gewissen Kulturrassen mancher Bäume, den sog. Trauerbäumen. Die hängenden Zweige derselben fahren

122) Doposcheg 1913 Flora **105** 162.
123) Voechting 1878 Die Organbildung **1** Bonn.

trotz ihrer inversen Stellung fort, an der Spitze Seitenzweige zu bilden[123]).

Es ist sehr häufig versucht worden, die bestehende Polarität einer Pflanze durch Inversstellung umzukehren: die Basis eines Stecklings zur Spitze, die Spitze zur Basis zu machen. Dies gelingt[124]) relativ leicht beim Efeu, ist schon schwieriger bei Ampelopsis, während es bei Weiden[125]) fast unmöglich ist. Bei diesen entstehen sehr starke anatomische Störungen, die sich äußerlich in Geschwülsten bemerkbar machen. Weitaus die meisten Pflanzen gehen daran zugrunde, nur wenigen gelingt es, die Störungen allmählich auszugleichen und zu annähernd normalen Pflanzen heranzuwachsen. Der Efeu weist ähnliche anatomische Störungen auf, aber er überwindet sie leichter.

Es ist bisher noch kein Fall bekannt geworden, wo die Schwerkraft analog wie das Licht, z. B. bei Equisetum, die Polarität am Vegetationspunkt oder in der Eizelle induziert hätte; nur für Marsilia wird angegeben, daß die Richtung der ersten Wand in der befruchteten Eizelle wenigstens von der Schwerkraft beeinflußt werde[126]). Dagegen sind gewisse Zellen an der Brutknospe von Lunularia ein ausgezeichnetes Objekt, um die polaritätsbestimmende Wirkung der Schwerkraft zu zeigen[127]). Diese Zellen sind die Initialen der Wurzelhaare und sie gehen durch den ganzen Thallus der jungen noch bilateralen Brutknospe durch. Die der Erde zugewandte Außenwand der Initialen wird dann zur Spitze des Wurzelhaares und man kann zwar zuerst noch, späterhin aber nicht mehr, durch Umdrehung der Brutknospe die Entwicklung der Wurzelhaare auf die andere Seite verlegen.

Auch die Ausbildung der Gewebe vollzieht sich bei einseitiger Einwirkung der Schwerkraft ungleich. Werden junge, wachstumsfähige Sprosse horizontal gelegt und durch Zugspannung an der Ausführung einer geotropischen Aufwärtskrümmung verhindert, so wird ihre anatomische Struktur stark beeinflußt: die Zellen der Oberseite bleiben kleiner, bilden sich aber dafür viel derbwandiger aus, das Kollenchym und Sklerenchym ist sehr gefördert; umgekehrt verhält sich die Unterseite, die Zellen sind größer als normal und bleiben dünnwandig. Ganz entsprechende Erfolge kann man nun auch an gewaltsam gekrümmten Sprossen beobachten; bei ihnen wird die Konvexseite derbwandig. Die Konvexseite befindet sich hier aber gerade so in Zugspannung wie die Oberseite bei den in Horizontallage festgehaltenen Sprossen. Demnach könnte man glauben, daß auch bei diesen lediglich die bestehenden Spannungsverhältnisse den anatomischen Erfolg gehabt hätten. Allein derselbe Erfolg tritt auch an älteren ausgewachsenen Sproßteilen auf, wo entsprechende Spannungen angeblich ganz oder fast ganz fehlen. Somit soll hier eine direkte Wirkung der Schwerkraft vorliegen, die man als Geotrophismus[127a]) bezeichnet hat. Die Schwerkraft muß hier, wie bei allen Schwerereizen, irgendwie im Innern der

124) Kny 1889 Sitzungsber. Bot. Ges. **7** 201.
125) Voechting s. 119.
126) Leitgeb 1878 Sitzungsber. Wien Akad. **77**.
127) Haberlandt 1914 Sitzungsber. Berl. Akad.
127a) Büchner 1906 Jahrb. wiss. Bot. **43** 271. Neubert 1911 Beitr. z. Biol. **10** 299.

Zellen wirksam sein. Wenn also etwa durch das Gewicht der Zweige mechanische Verhältnisse hergestellt werden, die zu Spannungen führen, würden wir nicht von „Schwerewirkung" reden.

Auch auf das sekundäre Dickenwachstum hat die Schwerkraft Einfluß, es erfolgt in geneigten Aesten exzentrisch. Bei den Coniferen, jedoch auch bei Aesculus, findet man gewöhnlich die Unterseite gefördert, bei den Dikotylen umgekehrt, wenigstens anfangs, die Oberseite[128]); nach Ursprung[129]) verhält sich indes der einzelne Ast an verschiedenen Stellen schon recht verschieden. Es kann als sicher gelten, daß die Schwerkraft bei diesen Exzentrizitäten neben anderen Faktoren eine wesentliche Rolle spielt[130]).

Bei den Coniferen zeichnet sich übrigens die Unterseite nicht nur durch stärkeres Dickenwachstum, sondern auch durch eine bestimmte Struktur und durch besondere mechanische Eigenschaften des erzeugten Holzes aus[131]). Man nennt dieses seiner Farbe nach Rotholz; es besitzt eine hohe Druckfestigkeit, dagegen ist seine Zugfestigkeit nur halb so groß als die des sog. Weißholzes, das auf der Zweigoberseite entsteht. Auch bei Laubhölzern hat neuerdings Jaccard[135]) in entsprechender Verteilung Zugholz mit dicken Zellulosefasern und Druckholz mit dünnwandigen verholzten Fasern nachgewiesen. Da die Oberseite zumeist auf Zug, die Unterseite auf Druck in Anspruch genommen wird, so ist die Ausbildung dieser Gewebe demnach zweckentsprechend. Es steht fest, daß auch diese differente Ausbildung der sekundären Gewebe wenigstens zum Teil auf eine Wirkung der Schwerkraft zurückzuführen ist. Zum mindesten gilt das für das Rotholz der Coniferen[136]), das auch auf der Unterseite liegender Stämme entsteht, wo Spannungen kaum in Betracht kommen — doch dürften Zug- und Druckwirkungen, bedingt durch die Last der Zweige, mindestens mitbeteiligt sein[132]).

4. Mechanische Einflüsse.

Ein Druck auf die wachsende Zelle muß das Wachstum hemmen und kann schließlich sogar zu einer völligen Sistierung führen. Die im Wachstum gehinderten Zellen üben dann ihrerseits auf ihre Umgebung einen Druck aus, der oft zu recht bedeutenden mechanischen Leistungen führt. Wie Pfeffer[133]) zeigte, kommt dieser Außendruck dadurch zustande, daß die Zellwand durch Flächenwachstum entspannt und der ganze osmotische Druck gegen die äußere Widerlage gelenkt wird; in Einzelfällen konnte sogar eine Steigerung des osmotischen Drucks unter solchen Umständen wahrgenommen werden. Vielfach kann die Pflanze durch solche Druckwirkungen eine Beseitigung des äußeren Widerstandes erzielen; die Wurzel kann als Seitenwurzel die Rinde der Mutterwurzel durchbrechen[134]) oder sie

128) Wiesner 1895 Ber. Bot. Ges. **13** 481; 1896 Ber. Bot. Ges. **14** 180.
129) Ursprung 1905 Bot. Cbl. Beih. **19** I, 213.
130) Ursprung 1906 Biol. Cbl. **26** 257; 1912 Bot. Cbl. Beih. **29** I, 159.
131) Sonntag 1904 Jahrb. wiss. Bot. **39** 71.
132) Ewart 1906 Annals Bot. **20** 201.
133) Pfeffer 1893 Druck- u. Arbeitsleistung (Abh. Kgl. Ges. Leipzig **20** 233).
134) Pond 1908 Bot. Gaz. **46** 410. Lenz 1911 Cohns Beitr. z. Biol. **10** 235.
135) Jaccard 1917 Vierteljahrsschr. Natf. Ges. Zürich **62** 303.
136) R. Hartig 1901 Holzuntersuchungen Berlin.

kann sehr viel größere Leistungen aufweisen, z. B. Felsen sprengen[137]).

Umgekehrt wie ein Druck muß ein Zug auf die Zelle wirken. Man wird also eine Wachstumssteigerung in der Richtung des Zuges erwarten, und eine solche ist in der Tat leicht nachzuweisen, wenn man z. B. einen Stengel durch Gewichte dehnt. Der Zug hat aber bei Beginn seiner Wirkung noch einen Einfluß ganz anderer Art; er wirkt als Reiz und führt zu einer Wachstumsretardation, auf die erst später die eben besprochene Beschleunigung folgt[138]). Eine Steigerung des Wachstums durch Zug ohne solche transitorische Hemmung hat KNOLL[139]) bei den sehr duktilen Zellen von Coprinus beobachtet.

In zweiter Linie wäre zu untersuchen, ob Zug und Druck Einfluß auf die Ausbildung der Gewebe haben. Da man an reifenden Früchten eine zunehmende Ausbildung mechanisch wirksamer Elemente beobachten kann, lag es nahe, hierin eine Zugwirkung zu vermuten. Zahlreiche Experimentalstudien[140]) haben aber gezeigt, daß ein gleichmäßiger Längszug im allgemeinen eine solche Wirkung nicht ausübt. Dagegen führen Spannungsdifferenzen, wie S. 61 schon bemerkt, in der Tat zu sehr auffälligen anatomischen Aenderungen: die Zugseite weist verstärkte Dicke der Membranen auf, die Druckseite bleibt dünnwandig. — Bei Druckwirkung, wie sie z. B. durch Eingipsen erzielt wird, pflegen die Zellen der Meristeme lange Zeit unverändert zu persistieren und nach Aufhebung der Hemmung ihr Wachstum wieder aufzunehmen. Zellen, die in Streckung begriffen waren, gehen allmählich in Dauerzustand über, wobei sie vielfach kleiner und weniger differenziert bleiben als unter normalen Bedingungen[141]).

Wenn somit mechanische Einflüsse nicht ohne Einfluß auf die anatomische Struktur der Pflanze sind, so kann man bezüglich der Anordnung der Glieder durchaus nicht dasselbe behaupten. Die „mechanische Theorie" der Blattstellung, von der an anderer Stelle zu sprechen sein wird, hat sich wenig bewährt; nur Gestaltungsprozesse untergeordneter Art lassen sich auf Druck zurückführen[142]). Eine Ausnahme machen die Seitenorgane an ge-

---

137) Anschauliche Beispiele von mechanischen Wirkungen der Pflanzen in populärer Form bei STONE Pop. science monthly (September 1913).

138) HEGLER 1893 Beitr. z. Biologie **6** 383.

139) KNOLL 1909 Sitzungsber. Wiener Akad. **118** I 575.

140) VOECHTING 1902 Nachrichten Ges. d. Wiss. Göttingen Heft 5; 1908 Unters. z. exp. Anat. u. Pathol. Tübingen. WIEDERSHEIM 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38** 41 (vgl. auch Bot. Ztg. **62** II 135. BALL 1903 Jahrb. wiss. Bot. **39** 505. WILDT 1906 Diss. Bonn. FLASKÄMPER 1910 Flora **101** 181. BORDNER Bot. Gaz. **48** 251. BRUSH 1912 Bot. Gaz. **53** 453. PENNINGTON 1910 Bot. Gaz. **50** 267. KELLER 1904 Diss. Kiel. Die Frage ist indes noch nicht völlig geklärt. JACCARD hat neuerdings (1914 Trav. de biol. végét. Livre dedié á Gaston Bonnier Nemours) gefunden, daß in gespannten Wurzeln von Laubhölzern die Zahl der Gefäße und ihre Weite beträchtlich vermehrt, das Sklerenchym aber ganz dünnwandig bleibt. Hier würde also der Zug genau entgegengesetzt wirken als auf der Zugseite gekrümmter Sprosse, auch anders als in den gleichmäßig belasteten Ranken von Passiflora, bei denen BRUSH dickwandigeres Mark beobachtet hat. Bot. Cbl. **125** 243.

141) NEWCOMBE 1894 Bot. Gaz. **19** 149. HALLBAUER 1909 Diss. Leipzig. GRABERT 1914 Diss. Halle.

142) GOEBEL 1913 Organographie 2. Aufl. **1** 426.

krümmten Gliedern; da zeigt sich nicht selten ein Unterschied zwischen Konkav- und Konvexseite.

Besonders an gekrümmten Wurzeln[143]) sieht man die Seitenwurzeln ausschließlich auf der Konvexseite auftreten (Fig. 30). NOLL hat sich bemüht zu zeigen, daß die Spannungsdifferenz zwischen den beiden Seiten nicht die Ursache der einseitigen Wurzelbildung sei, und er ist zu der Schlußfolgerung gekommen, die Pflanze müsse auf die Krümmung als solche in der genannten Weise reagieren.

Wenn man aber die zweistrahlige Lupinenwurzel in zwei Längshälften zerlegt derart, daß jede einen Gefäßstrahl erhält und demnach auch ein Stück rhizogene Schicht führt, so zeigt sich, daß man jetzt Seitenwurzeln in ganz gleicher Weise erhält, einerlei ob die Mutterwurzel konkav, konvex oder gerade ist[144]). Wir glauben daraus schließen zu müssen, daß in der intakten gekrümmten Wurzel eben doch die Spannungsdifferenz zwischen den rhizogenen Schichten zur einseitigen Unterdrückung der Seitenwurzeln führt, doch könnte es sich auch, wie GOEBEL[145]) vermutet, um „Ernährungsdifferenzen" handeln.

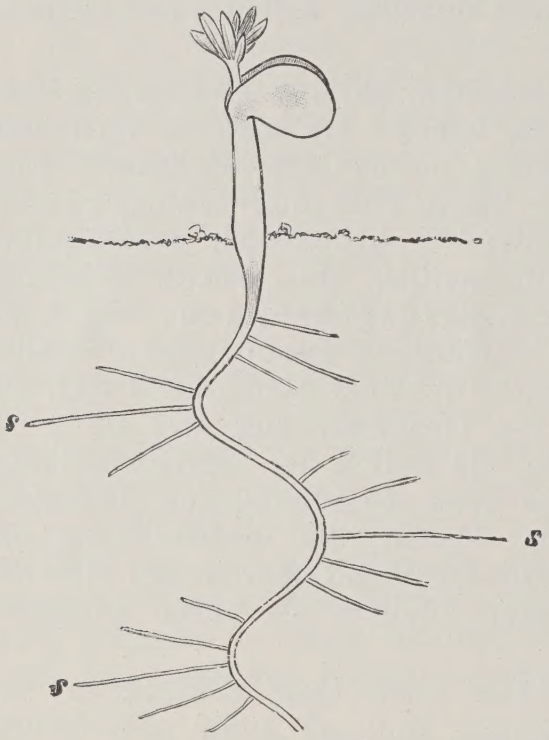


Fig. 30. Junge Lupine mit bogig gewachsener Hauptwurzel. Die Seitenwurzeln sind ausschließlich auf den Konvexseiten entwickelt. Nach NOLL. Aus „Lehrbuch d. Bot. f. Hochschulen".

Kontakt. Eine ganz auffallende Reizwirkung tritt uns dann ferner bei einer anderen Art von Druck entgegen, bei einem Druck, der nahe benachbarte Partien der Pflanze mit verschiedener Intensität trifft. Ein solcher als „Kontakt" bezeichneter Druck wird durch feste Körper, insbesondere solche mit rauher Oberfläche hervorgerufen. Reizbarkeit durch Kontakt wird uns besonders bei gewissen Bewegungserscheinungen entgegentreten, aber auch im Gebiete der Organbildung finden sich nicht wenige Beispiele für sie. Eigenartige Kontakterfolge sind bei den Ranken von Ampelopsisarten bekannt geworden, die durch Berührung ihrer Spitze mit einem festen Körper zur Ausbildung besonderer Haftscheiben veranlaßt werden. Mucor stolonifer macht Stolonen, die, wenn ihre Spitze mit dem Substrat in Berührung kommt, sich mit einigen Rhizoiden festklammern und dann zur Bildung von Sporangienträgern übergehen[146]). Welche Rolle der Kontakt bei der Ausbildung der Haustorien von Cuscuta spielt, ist noch nicht ganz geklärt[147]).

143) NOLL 1900 Landw. Jahrb. **29** 361. NORDHAUSEN 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44**. GERTZ 1914 Lund. Univ. Arsskr. N. F. (2) **10**. LUNDEGARDH 1913 Arch. f. Entwicklungsmechanik **37** 509.

144) KLATT 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 470.

145) GOEBEL Einl. in die exp. Morphologie. Leipzig 1908.

146) WORTMANN 1881 Bot. Ztg. **39** 368.

147) GERTZ 1920 (Cbl. Bakt. II **51** 287). Zeitschr. f. Bot. **12** 684.

Verwundung. Mechanische Einflüsse können schließlich zum Tod der Zellen führen; so entstehen Wunden, und auf Verwundung folgt Wundheilung. Die Heilung verläuft sehr verschieden, je nach dem Alter und der Beschaffenheit des betroffenen Gewebes[148]). Die verwundeten Zellen, eventuell auch deren nächste Nachbarn, gehen zugrunde, eine darauffolgende Zellschicht aber reagiert, wenn sie noch Plasma führt, durch Organbildung auf die Verwundung. Manche Parenchymzellen pflegen, ohne zu wachsen, einfach einige dem Wundkontur parallel laufende Teilungen auszuführen und die Wände zu verkorken. So wird durch Wundkork das lebende Gewebe von dem toten abgegrenzt. Wir konstatieren an dieser Stelle nur die Tatsache, daß auch schon ausgewachsene Zellen durch „Wundreiz“ zu einer Teilung veranlaßt werden. Auf die ursächlichen Verhältnisse soll erst später eingegangen werden. (S. 133.)

Neben dieser einfachen Wundheilung durch Kork findet sich in anderen Fällen eine kompliziertere, aber durch zahlreiche Uebergänge mit ihr verknüpfte, die Bildung eines Callus. Die intakt gebliebenen Zellen in der Nähe des Wundrandes fangen an lebhaft zu wachsen und wölben sich gegen die Wunde vor; es entstehen Zellteilungen, und schließlich findet man ein dünnwandiges, meist großzelliges Gewebe von unregelmäßiger Gestalt, eben den sog. Callus. Zur Callusbildung scheinen die meisten mit Protoplasma und Kern ausgestatteten Zellen, auch die Epidermiszellen, befähigt zu sein, aber begreiflicherweise erfolgt sie in jugendlichen Zellen, vor allem im Cambium, meistens lebhafter als in ausgewachsenen Zellen. Kleinere Wunden, wie Stichwunden in Blättern, können nun durch Callus ganz ausgefüllt werden, an größeren entsteht nur eine Randwucherung und die äußersten Calluszellen verkorken; damit ist dann ein Ersatz der Epidermiszellen erzielt, der freilich nur in ganz seltenen Fällen in typischen Epidermiszellen besteht[149]). Auch andere Ersatzbildungen gehen vielfach aus dem Callus hervor. Sie laufen in der Regel darauf hinaus, daß die fehlenden Glieder wieder gebildet werden (vgl. S. 147, Restitution).

Großen Einfluß haben Verwundungen auf die Tätigkeit des Cambiums; sie führen da zur Bildung abnormer Gewebe[150]), die als Wundholz und Wundbast bezeichnet werden. Hier soll nur über das Wundholz berichtet werden. Insbesondere nach Quereinschnitten in Stämme tritt es auf, und zwar nicht nur unmittelbar an der Wundstelle selbst, sondern auch noch bis zu einer Entfernung von mehreren Zentimetern; schließlich geht es allmählich in die typischen Gewebe über.

In erster Linie ist es durch die Kürze seiner Elemente charakterisiert, die mit Querteilungen der Cambiumzellen zusammenhängt. Außerdem pflegt das Parenchym stark über die sklerenchymatischen Elemente zu dominieren. Unter Umständen kommen auch im Verlauf der Gefäße starke Abweichungen vom Typus vor, die bis zur Bildung von Knäueln[151]) fortschreiten können. Auf diese Erscheinungen wird a. a. O. zurückzukommen sein. (S. 155.)

148) Massart 1898 Mém. cour. Acad. belg. in 8⁰ **57**.

149) Voechting 1908 Unters. z. exper. Anat. u. Pathol. I Tübingen.

150) de Vries 1876 Flora **59** 2. Küster 1916 Pathol. Pflanzenanatomie 2. Aufl. Jena S. 85.

151) Mäule 1895 Faserverlauf im Wundholz. Bibl. botanica **33**.

5. Chemische Einflüsse.

Das Wachstum ist an das Vorhandensein einer gewissen Menge von Stoffen gekettet. Nur wenn die als Nährstoffe bezeichneten Substanzen: Wasser, Nährsalze, organische Substanzen gegeben sind, kann Wachstum beginnen und unterhalten werden. Neben ihnen spielen aber nicht selten unnötige Stoffe oder sogar Gifte eine Rolle, indem sie das Wachstum auslösen, seine Geschwindigkeit und seine Dauer beeinflussen oder schließlich bei der Formbildung maßgebend werden.

Wachstumsbeginn. Viele Pflanzen werden aus der Ruheperiode durch Stoffzufuhr aufgerüttelt und beginnen dann mit ihrer Entwicklung. Samen und Sporen sind meistens mit allen zum Wachstum nötigen Stoffen, mit der einzigen Ausnahme des Wassers, auch in der Ruhe versehen, und dieses spielt dann die Hauptrolle als Wecker des Wachstums. Die Sporen vieler Pilze brauchen wie zum dauernden Wachsen oft auch zur Keimung organische Nährlösungen. Man wird also annehmen, daß die in ihrem Innern gespeicherten Reservestoffe nicht genügen, um das Wachsen in Gang zu setzen. Wenn aber in bestimmten Fällen die organische Nährlösung durch Paraffin ersetzt werden kann[152]), dann zeigt sich deutlich, daß die Bedeutung solcher Stoffe nicht auf dem Gebiete der Ernährung liegen kann. Von manchen Sporen und Samen ist ja früher gezeigt worden, daß sie Licht zum Keimungsbeginn nötig haben. Dieses hat wohl zweifellos die Bedeutung, gewisse Stoffwechselvorgänge in Gang zu setzen. Deshalb kann auch das Licht durch Säuren, Salze usf. ersetzt werden, Stoffe, die vielfach nicht als Nährstoffe, sondern nur als sog. „chemische Reize" in Betracht kommen. Es ist indes sehr wahrscheinlich, daß gerade auf diesem Gebiet der Reizbegriff am ersten aufzugeben sein wird und durch einfachere Vorstellungen zu ersetzen sein dürfte. Vermutlich handelt es sich in der Mehrzahl der Fälle um katalytische Wirkungen.

Von „chemischer Reizung" spricht man gewöhnlich dann, wenn die betreffenden Stoffe offenkundig Wirkungen ausüben, die nichts mit ihrem Nährwert zu tun haben. Dahin gehört z. B. der wachstumsauslösende Erfolg, wie er teils bekannten, teils auch unbekannten Stoffen, insbesondere bei der Keimung von Sporen, Pollenkörnern und Samen zukommt. Im folgenden einige Beispiele: Die Pollenkörner von Mussendaeaarten keimen nach den Beobachtungen von Burck[153]) in destilliertem Wasser nur dann, wenn demselben ein Stückchen der Narbe beigelegt wird. Wahrscheinlich enthält die Narbe Lävulose, denn von allen geprüften Stoffen, insbesondere unter den Zuckerarten, war sie der einzige, der wirkte, wenn auch nur ganz minimale Spuren geboten wurden. Wenn es sich hierbei um den Gewinn eines zum Wachstum nötigen Stoffes handelte, dann wäre schwer verständlich, warum nicht Dextrose denselben Dienst leisten sollte. Wenn die Wirkung der Lävulose aber bloß in einem Wachstumsreiz besteht, dann ist die große Spezialisierung begreiflich. Auch zeigen nahverwandte Spezies oft sehr bedeutende Unterschiede; der Pollen von Pavetta javanica keimt nur in dem Extrakt der Narbe der gleichen Art oder von Pavetta fulgens, nicht aber in dem anderer

152) Pfeffer 1904 Pflanzenphysiologie II 130.
153) Burck 1900 Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings.

Arten. — Im Anschluß hieran sei erwähnt, daß nach DE BARY[154]) die Sporen von Completoria, Protomyces, Synchytrium meist nur auf ihren Wirtpflanzen zur Keimung gebracht werden, und daß Orobanche und Lathraea nur in der Nähe der passenden Nährwurzel ihre Entwicklung beginnen. Es kann nicht bezweifelt werden, daß auch in diesen Fällen der Wachstumsreiz von bestimmten chemischen Substanzen ausgeht, die aus den Nährpflanzen herausdiffundieren; doch sind diese noch nirgends isoliert worden. Auch die Haustorien von Odontites sowie Osyris bilden sich durch chemische Reize, die von der Nährpflanze ausgehen[155]). Ferner spielen bei der Keimung der Samen von Wasserpflanzen chemische Reize eine große Rolle[156]).

Wachstumsgeschwindigkeit und Dauer. Jeder Nährstoff kann der Pflanze in einer Konzentration dargeboten werden, die ein maximales Wachsen zur Folge hat. Diesem Optimum steht dann einerseits ein Minimum, andererseits ein Maximum gegenüber. Ein Minimum, weil eben eine gewisse Menge eines jeden Nährstoffes nötig ist und nicht ersetzt werden kann durch einen Ueberfluß der andern; ein Maximum, weil selbst die unentbehrlichsten Stoffe schließlich chemisch oder wenigstens osmotisch das Wachstum hemmen können. Bei den unnötigen Stoffen kann zunächst nur von einem Maximum gesprochen werden, insofern auch sie chemisch oder physikalisch wachstumshemmend wirken. Es hat sich aber gezeigt, daß manche Gifte in submaximaler Dosis eine ganz unerwartete, nämlich eine wachstumsfördernde Wirkung haben.

Es seien einzelne Stoffe von großer Wichtigkeit herausgegriffen.

Sauerstoff. Eine besondere Rolle unter den Stoffen, die den meisten Pflanzen unentbehrlich sind, spielt der Sauerstoff. Er ist ja kein „Nährstoff“ im gewöhnlichen Sinne des Wortes, denn er steht nicht mit dem aufbauenden, sondern mit dem destruktiven Stoffwechsel, mit der Atmung, in Beziehung. Das Wachstum wird durch die Konzentration des gebotenen Sauerstoffes in sehr erheblicher Weise beeinflußt. Auch wenn dafür gesorgt wird, daß der Luftdruck im ganzen unverändert bleibt, so pflegt auf eine Abnahme des Sauerstoffes eine Wachstumsbeschleunigung einzutreten. In manchen Fällen ist auch bei Zunahme der Partiärpressung des Sauerstoffes eine Vergrößerung der Wachstumsgeschwindigkeit wahrgenommen worden. Unter allen Umständen kann man aber den Sauerstoffgehalt der Luft so steigern und so verringern, daß er wachstumshemmend oder schließlich tödlich wirkt (Maximum und Minimum des Sauerstoffs). In der Lage dieser Punkte treten uns zunächst einmal spezifische Differenzen entgegen. Das Maximum liegt sehr tief bei einigen Anaëroben; so z. B. 0,001 Atm. bei Bactridium butyricum; 0,003 Atm. bei Clostridium butyricum; 0,01 beim Rauschbrandbazillus; 0,2 bei den Schwefelbakterien; 0,7 bei den Thiobakterien. Manche dieser Formen gehen bei vollem Sauerstoffzutritt schon in einigen Minuten zugrunde[157]). Bei vielen fakultativen Anaërobionten und bei Aëroben steigt das Maximum bis zu

154) DE BARY 1884 Morphologie u. Biologie der Pilze. Leipzig.
155) HEINRICHER Jahrb. wiss. Bot. **31** 120 Odontites; brieflich für Osyris.
156) A. FISCHER 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 108.
157) BACHMANN 1912 Cbl. Bakt. (II) **36** 1.

Werten von 9 Atm.[158]). Ebenso hat auch jeder Organismus sein spezifisches Minimum, das bei den Schimmelpilzen im ganzen höher ist als bei den Bakterien; für Phycomyces liegt es z. B. bei 0,6 Volumproz. Sauerstoff. Die höheren Pflanzen können daher unter Umständen, die zur intramolekularen Atmung führen, Wachstum im allgemeinen nur kurze Zeit oder gar nicht mehr ausführen, doch zeigen sich zwischen den einzelnen Spezies große Differenzen. Reis und manche Wasserpflanzen keimen ohne Sauerstoff[159]), andere Keimlinge sind mehr oder weniger auf die Sauerstoffatmung angewiesen[160]). Die Distanz zwischen Minimum und Maximum ist ganz außerordentlich verschieden, und es entspricht durchaus nicht einem niedrigen Minimum auch ein niedriges Maximum. Namentlich die fakultativ Anaëroben zeichnen sich nach Porodko durch sehr weit auseinanderliegende Kardinalpunkte aus, während die obligat Anaëroben sehr enge Grenzen haben. — Neben den spezifischen Differenzen treten nun in der Lage von Maximum und Minimum auch individuelle Verschiedenheiten auf, und Wund[161]) hat gezeigt, daß die verschiedenen Wachstumsfunktionen des Organismus, wie Sporenbildung, Sporenkeimung, Wachstum, in verschiedener Weise vom Sauerstoff abhängig sind.

Wasser. Neben dem Sauerstoff wird man dann dem Wassergehalt der Pflanze eine besonders große Bedeutung für das Wachstum zuschreiben müssen, und da dieser abhängt von der Menge des im Boden zur Verfügung stehenden Wassers einerseits, von der Transpiration andererseits, so hat die Feuchtigkeit des Bodens und der Luft einen sehr großen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit und schließlich gewöhnlich auch auf die Größe und Gestalt der Pflanzen.

Durch Wasserentziehung wird auch bei solchen Pflanzen, die den Zustand der Lufttrockenheit in latentem Leben überdauern können, das Wachstum völlig sistiert. Lange vor Erreichung der Lufttrockenheit tritt die Vernichtung des Turgors ein, die sich äußerlich am Welken der Pflanzenteile kenntlich macht. Nach Aufhebung der Turgeszenz hört aber das Wachstum überall auf. Der Wasserverlust kann nun entweder durch Transpiration bei ungenügendem Wasserzufluß, oder auch durch osmotische Mittel, durch Anwendung solcher Salzlösungen, die keinen chemischen Einfluß haben, bewirkt werden. Der Erfolg ist in beiden Fällen nicht identisch und das ist schon aus dem Grunde begreiflich, weil bei osmotischer Wasserentziehung vielfach, wie früher besprochen wurde, durch Eindringen des Salzes oder durch Neuschaffung von osmotisch wirkenden Stoffen eine Reaktion erfolgt, die an einer welken Pflanze nicht möglich ist. Auch wird eine welke Pflanze schwer in dem be-

158) Porodko 1904 Jahrb. wiss. Bot. **41** 1.

159) Crooker 1907 Bot. Gaz. **44** 375. Takahashi zit. nach Czapek Ergebnisse d. Physiol. **9** 598.

160) Wieler 1883 Unters. Tübingen **1** 189; 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 366. Nabokich 1910 Bot. Cbl. Beih. (I) 7. Lehmann 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 61. Shull 1911 Bot. Gaz. **52** 453. Ob die gelegentlich beobachtete Wiederaufnahme des Wachstums im sauerstofffreien Raum auf einer stimulierenden Wirkung von Giftstoffen, die bei anaërober Atmung entstehen, beruht, wie Nabokich meint, scheint uns nicht erwiesen; ebensowenig, daß die endliche völlige Sistierung des Wachstums durch die Zunahme dieser Giftstoffe bedingt sein muß.

161) Wund 1906 Kardinalpunkte d. Sauerstoffkonzentration. Diss. Marburg.

stimmten Wassergehalt zu erhalten sein, sie wird entweder neues Wasser aufnehmen und sich erholen, oder sie wird noch mehr abgeben und zugrunde gehen. Dagegen kann man manche Pflanzen sehr lange in plasmolysiertem Zustande erhalten, Algen z. B. viele Wochen lang, ohne daß sie absterben; ein Wachstum aber ist meistens nicht an ihnen zu bemerken, nur zur Neubildung von Membran kommt es. Mit Zunahme des Wassergehaltes der Zellen geht das Wachstum eine Zeitlang diesem proportional vor sich, wird aber durch ein Zuviel an Wasser wieder gehemmt; so kann z. B. die Injektion der Interzellularen das Wachstum hemmen.

Eine besondere Bedeutung kommt dann den Schwankungen des Wassergehaltes zu. Vielfach sind Schädigungen durch sie beobachtet. Eine solche bringt z. B. der Einfluß des osmotischen Wertes im Außenmedium hervor, und die Schwankungen desselben, wie sie z. B. an der Mündung der Flüsse ins Meer, im Zusammenhang mit Ebbe und Flut, beobachtet werden, können nur wenige Algen ertragen[162].

Den Einfluß verschiedenen Wassergehaltes im Boden auf Wachstum und Gestaltung der Pflanze hat neuerdings Rippel[163] in methodisch einwandfreier Weise untersucht. Er hat Sinapis alba in Komposterde kultiviert und dafür gesorgt, daß bei guter Versorgung mit Nährsalzen einerseits ein Wassergehalt von 25 Proz., andererseits von 55 Proz. der Wasserkapazität des Bodens dauernd den Pflanzen geboten war, während die Transpiration in beiden Kulturen gleich war. Dann nahm Trockengewicht und Größe der ganzen Pflanze und ihrer einzelnen Zellen mit dem Wassergehalt beträchtlich zu und kam in der Feuchtkultur auf den dreifachen Wert der Trockenkultur. In trockenem Boden entstehen also Zwerge, was eine direkte Folge des Wassermangels sein dürfte.

Nährsalze. Aehnlich wie verschiedener Wassergehalt des Bodens wirkt ein verschiedener Gehalt an Nährsalzen. Alle unentbehrlichen Nährstoffe sind als Wachstumsbedingungen zu bezeichnen, und jeder derselben muß zum mindesten in einer bestimmten kleinsten Menge gegeben sein, damit Wachstum überhaupt eintritt. Ein Ueberfluß der anderen nützt aber der Pflanze nichts, wenn einer in zu geringer Quantität vorhanden ist. Es erfolgt dann Wachstum im Hungerzustand, und dieses führt zumeist zu Zwergwuchs, einer Verkleinerung der ganzen Pflanze, die man als „harmonisch" bezeichnet hat, weil wenigstens auf den ersten Blick alle Teile in gleicher Weise reduziert erscheinen. Bei genaueren Studien[164], insbesondere bei Berücksichtigung der Anatomie zeigte sich freilich, daß die geringe Größe der Zweige nicht einfach durch Verkleinerung aller Teile zustande kommt. Einen Begriff vom Aussehen solcher Pflanzen geben z. B. die Angaben von Heinricher[165], der Pflanzen von Sinapis nigra beobachtete, die bei Dichtsaat auf schlechtem Boden nur eine Höhe von 18 mm erreichten, dabei aber eine Blüte und aus dieser sogar ein Schötchen produzierten. Aehnliche Kümmerlinge erzielte Lüpke[166] in kalifreien Kulturen,

162) Oltmanns 1891 Sitzber. Berlin.
163) Rippel 1919 Beihefte Bot. Cbl. **36** I 187.
164) Gauchery 1899 Ann. sc. nat. (8) **9** 61.
165) Heinricher 1896 Ber. naturwiss. Verein Innsbruck **22**.
166) Lüpke 1888 Landw. Jahrb. **17** 912.

und auch Fig. 31 stellt einen solchen vor. Die geringe Größe, die demnach manche Pflanzen bei Nährstoffmangel annehmen, kann als eine Anpassungserscheinung betrachtet werden, da es so dem Organismus ermöglicht wird, seine Entwicklung abzuschließen, während bei Verwendung der Nährstoffe zu Organen normaler Größe vielleicht nur ein einziges Blatt gebildet werden könnte, womit dann die Entwicklung zum Stillstand gelangt wäre. Umgekehrt wie Mangel an Nährsalzen wirkt reichliche Düngung auf Riesenwuchs bei Pflanzen hin. Auch dieser wird im allgemeinen harmonisch erfolgen. Die harmonische Veränderung des Wachstums ist aber nicht die einzige Reaktion der Pflanze auf Nährstoffmangel oder -überfluß, vielmehr tritt in besonderen Fällen auch unharmonisches Wachstum ein. Man findet nämlich bei Mangel an Stickstoff, doch auch an Phosphor, eine Ueberverlängerung[167]) von Wurzeln, Wurzelhaaren, Internodien. Man kann dieselbe als „Etiolement" bezeichnen, und in ihrer biologischen Bedeutung schließt sie sich offenbar an das Lichtetiolement eng an.

Fig. 31. Rosenkeimling, der im botanischen Garten in Straßburg nach Ausbildung weniger Blätter, im ersten Jahr zur Blütenbildung schritt. Nat. Gr.

Gifte. Wie bemerkt, wirken viele Stoffe, auch unentbehrliche Nährstoffe bei einer gewissen Konzentration schädlich, und wenn die Schädigung nicht auf physikalische (osmotische), sondern auf chemische Wirkung zurückzuführen ist, dann kann man diese Stoffe „Gifte" nennen. Viele pflanzliche Stoffwechselprodukte sind namentlich für andere Organismen giftig. Für den Organismus, der sie erzeugt, können Stoffwechselprodukte auch nützlich sein[168]), und wenn sie schädigen, so pflegt diese Wirkung sich meist erst bei höherer Konzentration einzustellen. So tritt mit der Zunahme z. B. des Alkohols oder der Säuren bei manchen Gärungen schließlich eine Entwicklungshemmung ein, und auch die in höheren Pflanzen auftretenden Produkte können schädlich wirken, wie z. B. die Kohlensäure oder die Oxalsäure. Für die Kohlensäure steht fest, daß ihre Zunahme in der Luft auf einige Prozent die Assimilation fördert[169]), daß sie aber das Wachstum hemmt. Bei Wurzeln wirken schon 5 Proz. CO_2 wachstumshemmend und bei 25—30 Proz. wird das Wachstum ganz eingestellt. Für Stengel sind die entsprechenden Zahlen 15 Proz. und 20—25 Proz. In der Natur wird es freilich nicht leicht zu solchen Anhäufungen von CO_2 kommen, da diese von der grünen Pflanze zerlegt und damit unschädlich gemacht wird. — In anderer Weise können etwa die

167) Noll 1901 Landw. Jahrb. **29** 361. W. Benecke 1903 Bot. Ztg. **61** 19. Schöne 1906 Flora **96** 276.

168) Nikitinski 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 1. Rahn 1906 Centrbl. Bakt. II **16** 417.

169) Fischer 1921 Angewandte Botanik **3** 129. Bornemann 1920 Kohlensäure und Pflanzenwachstum. Berlin.

170) Chapin 1902 Flora **91** 348.

Oxalsäure[171]) oder sonstige saure Stoffwechselprodukte unschädlich gemacht werden, nämlich durch Bildung unlöslicher Salze.

Aber auch Körper, die in der Pflanze niemals vorkommen, und denen sie wohl in der Natur gar nicht zu begegnen pflegt, sind oft sehr heftige Gifte, d. h. sie wirken schon in größter Verdünnung wachstumshemmend. Eine Aufzählung dieser Gifte ist hier nicht geboten. Wir haben nur zu bemerken, daß viele Stoffe für Tiere und Pflanzen gleich giftig sind, während andere selbst auf naheverwandte Organismen ganz verschieden wirken. Das erklärt sich vielleicht zum Teil dadurch, daß das Protoplasma nicht überall identisch zusammengesetzt ist, vor allem aber dadurch, daß bezüglich des Eindringens der Gifte in das Protoplasma auffallende Differenzen bestehen. So hat Pulst[172]) zeigen können, daß Kupfervitriol, das im allgemeinen, wie die meisten Salze von Schwermetallen, ein heftiges Gift ist, auf Penicillium wohl nur deshalb keinen Einfluß hat, weil es von diesem Pilz nicht aufgenommen wird. Bei den Dauersporen und Samen, die ja auch gegen hohe Temperatur so unempfindlich sind, sind besondere Hüllen ausgebildet, auf deren Undurchdringlichkeit die Giftresistenz beruht; vielfach gelingt es erst bei Kombination von Gift- und Temperaturwirkung hier eine Tötung zu erzielen[173]). Ganz unverständlich ist uns aber, daß Zucker und Pepton, die für die Mehrzahl der Pflanzen vorzügliche Nährstoffe und nichts weniger als giftig sind, bei den Nitrobakterien (vgl. Band 1) so heftige Giftwirkungen verursachen.

Von ganz besonderem Interesse bleibt die Tatsache, auf die auch schon früher (S. 67) aufmerksam gemacht werden mußte, daß manche Gifte in schwacher Konzentration durchaus keine schädigende, sondern eine fördernde Wirkung haben; das gilt z. B. auch für Narkotika[174]). Daß die gleichzeitig eintretende Steigerung der Atmung mit der Wachstumsförderung ursächlich verknüpft ist, leuchtet ein.

Formative Erfolge durch chemische Einwirkung können sehr auffallend sein. Dafür zunächst einige Beispiele aus dem Gebiete der niederen Pflanze. Basidiobolus ranarum ist ein Pilz aus der Familie der Entomophthoreen; man findet ihn in den Exkrementen der Frösche, und er kann, wie viele Pilze, in einer Nährlösung, die neben den nötigen Aschesubstanzen Zucker + Pepton, oder auch nur Pepton allein enthält, gut kultiviert werden. In dieser Lösung bildet dann der Pilz verzweigte zylindrische Fäden, die durch senkrecht zur Oberfläche stehende Wände in Zellen gegliedert sind. Wachstum und Zellteilung gehen, solange die Nährstoffe in genügender Menge vorhanden sind, unbegrenzt in der gleichen Weise weiter. Durch Veränderung in der Ernährung kann man aber auffallend anders aussehende Formen erzielen[175]). Wird in der Nährlösung die Konzentration stark erhöht, oder wird die Nähr-

---

171) Die Pflanzen, die Oxalsäure in größerer Menge produzieren, sind übrigens viel resistenter gegen dieses Gift als andere (Verschaffelt 1909 Ann. Buitenzorg (II) Suppl. 3).

172) Pulst 1902 Jahrb. wiss. Bot. **37** 205.

173) Schubert 1909 Flora **100**.

174) Z. B. Aether, vgl. Schröder 1908 Flora **99** 156. Grottian 1909 Bot. Cbl. Beihefte **24** I 255.

175) Raciborski 1896 Flora **82** 107; 1907 Bull. acad. Cracovie 898 (vgl. auch ebenda 1906, 764).

lösung angesäuert, so wird das Längenwachstum gehemmt, die Zellen werden mehr kuglig, und die Teilungen erfolgen nicht mehr in rein querer Richtung, sondern vielfach auch schief (Fig. 32 *I*). Schließlich hört, insbesondere bei höherer Temperatur, die Zellteilung bei fortlaufendem Wachstum und bei weitergehender Kernteilung ganz auf, man erhält vielkernige Riesenzellen wie Fig. 32 *II* und *III*. Solche sind auch bei anderen Pilzen unter bestimmten Bedingungen erzielt worden[176]). Damit sind wir dann allerdings zu Formen gelangt, die nicht mehr normal sind, denn sie haben die Entwicklungsfähigkeit eingebüßt und können nicht mehr zu „normalen" Zellenformen zurückkehren. Nicht minder auffallende, aber doch „normale" Gestalten erzielt man durch qualitative Veränderung der Nährlösung, wenn man Zucker als C-Quelle beibehält, als N-Quelle aber statt des Peptons Ammoniak oder verwandte Körper (Amine) wählt. Auch jetzt werden die Zellen mehr rundlich, und die Teilungen erfolgen mehr unregelmäßig nach allen Richtungen des Raumes; weiterhin zeigt sich aber dann eine auffallende, mit Schichtung verbundene Wandverdickung (Fig. 32 *IV*), die sich an den Tochterzellen wiederholt. So ist dann die Einzelzelle schließlich nicht nur von der eigenen Membran, sondern auch von der ihrer Mutterzelle und eventuell Urmutterzelle umschlossen. Aber die Membranen lösen sich allmählich auf, die Zellen werden frei, trennen sich voneinander und runden sich ab. Diese Wuchsform erinnert an die gewisser niederer Algen und soll deshalb auch wie bei diesen als „Palmella"-Form bezeichnet werden. Bei Konstanz der Ernährungsbedingungen kann Basidiobolus unbegrenzt in dieser Palmellaform weiterwachsen.

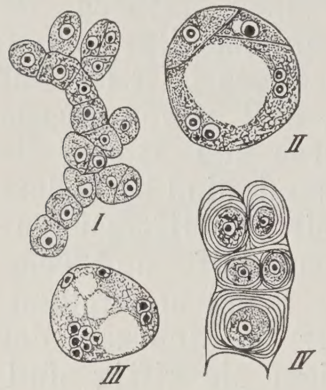


Fig. 32. Basidiobolus ranarum. Nach Raciborski. *I* in 20-proz. Glukoselösung gewachsen. *II* bei hoher Temperatur in 10-proz. Glyzerin kultiviert. *III* Riesenzellen bei gleicher Kultur; ohne Scheidewände, aber mit vielen Kernen. *IV* in Glukose und Ammonsulfat erwachsenes Palmellastadium.

Von anderen morphogenen Wirkungen von Chemikalien erwähnen wir nur noch, daß Stichococcus in konzentrierter Zuckerlösung erheblich längere Zellen erzeugt als sonst[177]), und daß Spirogyra durch Aether zu tonnenförmiger Anschwellung ihrer sonst zylindrischen Zellen veranlaßt wird[178]). — Viel tiefgreifender ist die Wirkung einseitig einwirkender Chemikalien, die eine Polarität induzieren (Fucus)[179]) oder eine vorhandene verändern können[180]) (Basidiobolus [vgl. S. 140]).

Als Beispiel für die formative Wirkung chemischer Substanzen auf höhere Pflanzen greifen wir das Wasser heraus. Es wurde oben schon gesagt, daß durch Trockenheit des Bodens Zwerge erzeugt werden. Diese sind nicht nur äußerlich durch die geringe Größe und innerlich durch geringe Zellgröße, sondern auch durch anatomische Charaktere[163]) ausgezeichnet. So wird bei ihnen eine

176) Ritter 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 253.
177) Artari 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 593.
178) Gerassimoff Flora **94** 79.
179) Kniep 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 635.
180) Raciborski 1907 zit. Anm. 175.

dichtere Nervatur und eine größere Zahl von Spaltöffnungen besonders auf der Oberseite der Blätter beobachtet. Ob die auf die Flächeneinheit bezogene Zunahme dieser beiden Elemente einfach die Folge der ausbleibenden Streckung ist, verdient genauere Untersuchung. Im Blattstiel hat die Trockenpflanze mehr, aber freilich auch engere Gefäße als die Feuchtpflanze. Wenn aber im Blatt der Trockenkultur die Bildung von Sklerenchym gehemmt wird, so fordert das eine besondere Deutung, nämlich wahrscheinlich die, daß die Trockenpflanzen relativ reich an Nährsalzen sind, was auf eine Reduktion des Sklerenchyms hinwirkt.

Feuchte und trockene Luft wirken ganz anders auf die Pflanze ein, als feuchter und trockener Boden. Aus der sehr umfangreichen Literatur[181]) ergibt sich, daß Hemmung und Steigerung der Transpiration sehr häufig in der Weise wirken, daß sie ihr eigenes Regulativ erzeugen; der Bau der Pflanze weist in trockner Luft Einrichtungen zur Transpirationshemmung, in feuchter Luft zur Transpirationsförderung auf. Die Veränderungsfähigkeit der Pflanze, auch der höheren Pflanze, ist, das haben die Studien auf diesem Gebiete ergeben, eine sehr viel größere, als man früher glaubte. Sie äußert sich sowohl in der äußeren Form, wie im anatomischen Bau. Die in feuchter Atmosphäre gewachsenen Individuen haben längere Internodien, längere Blattstiele und größere, aber auch dünnere Blattspreiten. In den Versuchen von Kohl[182]) wurden schwach transpirierende Blätter von Tropaeolum fünfmal so groß wie die in trockener Luft (und in trockenem Boden) erwachsenen. Dabei werden die Organe „in feuchter Atmosphäre weniger ausmodelliert“, d. h. die Ausbuchtungen der Lamina werden schwächer, die Kanten der Stengel neigen zum Verschwinden; die Haarbekleidung wird in feuchter Atmosphäre verringert. Noch auffallender sind die anatomischen Unterschiede, vor allem bleibt in feuchter Luft die Gewebedifferenzierung auf geringer Stufe stehen, es treten ganz ähnlich wie im dunkeln Raum (S. 53) die von Küster als Hypoplasien bezeichneten Strukturen auf. In trockener Luft dagegen wird die Kutikula verstärkt, Kollenchym und Sklerenchym gefördert, die Gefäße werden weiter und zahlreicher, in den Blättern tritt reichlich Palisadenparenchym auf. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die bei vielen (nicht sukkulenten) Xerophyten so besonders in die Augen fallenden mächtigen Sklerenchymbildungen gar nichts mit dem Wassergehalt zu tun haben, sondern die Folge eines Mangels an Nährstoffen sind. Tatsächlich kann selbst in Wasserkultur bei mangelhaftem Nährsalzgehalt eine Vermehrung des Sklerenchyms erfolgen.

Sehr auffallende Veränderungen sind bei der Kultur im feuchten Raum an Sukkulenten gemacht worden. Unsere Fig. 28 (S. 51) zeigt (nach Versuchen Brenners[183]) den Habitus von Sempervivum assimile einmal (*I*) im normalen Zustand und bei *II* nach längerer Kultur im feuchten Raum. Bei schwacher Transpiration wird durch Streckung der Internodien die Wurzelrosette zunächst aufgelöst, später wird dann aber doch wieder eine neue Rosette ausgebildet.

---

181) Eberhardt 1903 Annales sc. nat. Bot. (VIII) 18 69.
182) Kohl 1886 Die Transpiration. Braunschweig.
183) Brenner 1900 Flora 87 387.

Die Blätter wachsen auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite und krümmen sich dementsprechend im Bogen nach unten; gleichzeitig werden sie erheblich dünner. Diese Verringerung der Dicke, die Auflösung der Rosette [die von WIESNER[184]) auch bei anderen Pflanzen unter denselben Umständen beobachtet wurde] und schließlich auch gewisse anatomische Aenderungen, z. B. Vorwölbung der Epidermiszellen, betrachtet BRENNER wohl mit Recht als Einrichtungen zur Transpirationssteigerung.

Wie bemerkt, erinnern viele von den im feuchten Raum beobachteten Form- und Strukturänderungen sehr an die in der Dunkelheit auftretenden. Sempervivum assimile z. B. löst auch im dunkeln Raum seine Rosette auf; es bildet sie hier freilich überhaupt nicht mehr, und seine Blätter werden noch erheblich kleiner. Vermehrung der Luftfeuchtigkeit wird aber in der Natur sehr häufig mit Lichtverminderung Hand in Hand gehen, und umgekehrt werden bei starker Insolation auch meistens die Bedingungen lebhafter Transpiration gegeben sein.

Eine noch weitergehende Transpirationshemmung als durch feuchte Luft kann man durch Ueberstreichen der Pflanze mit Paraffin erzielen[185]). Unter dem Einfluß des Wasserüberflusses entstehen starke Vergrößerungen der Zellen, die zu äußerlich sichtbaren Anschwellungen, Intumeszenzen führen.

Auf diesem ganzen Gebiete sind aber neue Untersuchungen dringend nötig; sie werden möglichst alle Faktoren zu berücksichtigen haben, also z. B. auch das Licht. Denn in den bisherigen Versuchen dürfte in der Regel feuchte Luft mit geringer Helligkeit verbunden gewesen sein. Auch wird darauf zu achten sein, daß den in feuchter Luft wachsenden Sprossen nicht durch die Einschränkung der Transpiration zugleich die Nährsalze entzogen werden, und daß andererseits die in trockener Luft wachsenden genügend Wasser enthalten, um ihre Transpiration zu decken.

Wasserpflanzen[186]). Eine sehr auffallende Reizwirkung wird durch die dauernde Berührung mit flüssigem Wasser bei denjenigen Pflanzen erzielt, die eine solche überhaupt ertragen können; zweifellos handelt es sich da freilich nicht um eine einfache stoffliche Wirkung des Wassers, sondern um eine kombinierte Wirkung vielen Faktoren: neben dem Wasserüberfluß dürfte die Aenderung der Beleuchtung und der Sauerstoffzufuhr wichtig sein.

Amphibische Pflanzen, d. h. solche, die befähigt sind, sowohl auf dem Lande wie im Wasser zu leben, entwickeln im Wasser oft ganz andere Formen als in der Luft. Dies tritt zumal in der Gestalt der Blätter hervor, die im Wasser häufig lineal und sitzend oder aber fein zerschlitzt, an der Luft dagegen gestielt und mit breiter Spreite ausgebildet werden. Aber auch Blattstiele und Internodien zeigen im Wasser oft ein anderes Wachstum als in der Luft, und es erinnert ihr Verhalten im Wasser an die Ueberverlängerung im Finstern. Das ist besonders der Fall bei untergetauchten Wasserpflanzen, von denen gewisse Teile die Oberfläche erreichen müssen (Stengel von Hippuris, Blattstiele von Nymphaea). Diese Pflanzenteile sind durch verschieden starke Streckung unter Wasser imstande,

184) WIESNER 1891 Ber. Bot. Ges. **9** 46.
185) SCHILLING 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 177.
186) GOEBEL 1908 Exper. Morphologie. Leipzig.

ihre Länge der Höhe des über ihnen stehenden Wasserspiegels anzupassen, in flachem Wasser kurz zu bleiben, in tiefem sehr lang zu werden.

Auch die Gewebe der Wasserformen zeigen manche Abweichungen von denen der Landformen: in den Stengeln fehlen die verdickten Zellen, und auch die Leitbündel sind reduziert; die Blätter erinnern an Schattenblätter. Bei einer späteren Besprechung der Schattenblätter (S. 159) wird auch nochmals auf die Wasserpflanzen zurückzukommen sein.

6. Einfluß fremder Organismen.

Es erübrigt uns jetzt noch, einen Blick auf die Beeinflussung der Pflanzengestalt durch andere Organismen zu werfen. Der Einwirkung solcher sozialer Einflüsse kann sich die Pflanze so wenig entziehen, wie sie der Wärme oder der Schwerkraft ausweichen kann, denn überall, wo Organismen überhaupt Gedeihen finden, kommen sie zu mehreren vor und machen sich Konkurrenz. Sie tun das z. B., indem sie sich das Licht oder die Nährstoffe streitig machen oder indem sie Stoffe ausscheiden[187]), die den fremden Organismus schädigen, den produzierenden aber fördern. Durch solche Einflüsse wird also die Außenwelt so verändert, daß die große Mehrzahl der Konkurrenten zugrunde geht. — Eine andere Erscheinung des Zusammenlebens sehen wir vor uns, wenn ein Organismus die Pflanze verletzt, wenn z. B. ein Tier Teile der Pflanze entfernt; dann können, sowohl durch die Verletzung selbst, wie auch infolge der Reaktion der Pflanze auf diese, eigenartige Veränderungen des Pflanzenkörpers zustande kommen.

Neben den oben erwähnten physikalisch-chemischen Einwirkungen der Organismen auf ihre Umgebung und der damit zusammenhängenden Beeinflussung anderer Organismen gibt es aber auch eine direkte Wirkung von Organismen aufeinander, wenn diese eine Lebensgemeinschaft bilden, wenn sie in Symbiose oder in „Antibiose“ leben. Auch hier wird in letzter Linie die Ursache der oft außerordentlich großen Veränderungen der Struktur und des Aussehens in chemischen, eventuell auch mechanischen Beeinflussungen zu suchen sein, aber trotzdem ist es einmal, weil wir diese Ursachen im einzelnen nicht kennen, und zweitens, weil sie tatsächlich in der Natur stets von Organismen ausgehen, zweckmäßig, diese Erscheinungen hier im Zusammenhang zu behandeln. Wir wollen also einige Beispiele für morphogene Wirkungen anführen, die durch Symbiose oder durch Parasitismus zustande kommen.

Abweichungen von der normalen Pflanzengestalt, die durch Parasiten bewirkt werden, nennt man Gallen[188]). Als Gallerzeuger treten unter den Pflanzen in erster Linie die Pilze, daneben auch Bakterien[189]), Myxomyceten und Algen auf; die Parasiten von

---

187) Küster 1909 Chem. Beeinflussung der Organismen durcheinander (Roux, Vortr. über Entw.-Mech. Heft 6). Leipzig.

188) Zusammenfassende Darstellung: Küster 1911 Die Gallen der Pflanzen. Leipzig. Ders. 1913 Abderhaldens Fortschr. d. naturw. Forschung 8. Berlin-Wien.

189) W. Magnus 1915 Sitzber. naturf. Freunde Berlin S. 263. — 1918 Ber. Bot. Ges. 36 20.

höherer Organisation werden gewöhnlich nicht mit zu den Gallerzeugern gerechnet, obwohl auch sie „Abweichungen von der normalen Pflanzengestalt" zu bilden vermögen. Von Tieren sind an erster Stelle die Gallwespen und Gallmücken zu nennen, doch können auch andere Insekten, aber auch Würmer etc. Gallen veranlassen. Es handelt sich zunächst darum, Bau und Entwicklung der Gallen zu studieren, um auf dieser Grundlage über ihre Ursache Vorstellungen zu gewinnen.

Bau und Entwicklung der Gallen. Mit Küster[188]) kann man die Gallen einteilen in organoide und histoide. Die Brauchbarkeit dieser Einteilung wird weder durch das Vorkommen von Uebergängen zwischen beiden Typen noch dadurch berührt, daß die gewählten Ausdrücke nicht ganz glücklich sind.

Organoide Gallen nennt Küster solche, die vorzugsweise durch Umbildung oder Neubildung von Organen gekennzeichnet sind, während bei den histoiden mehr abnorme Gewebe auftreten. „Organe" und „Gewebe" sind nun keine rechten Gegensätze — die Gewebe sind ja doch gerade so gut „Organe", Werkzeuge bestimmter Leistungen, wie die äußerlich hervortretenden Glieder. Letztere aber, also Blätter, Stengel, Wurzeln, meint Küster, wenn er von Organen spricht.

Fig. 33. Lonchaeagalle auf Cynodon dactylon. Etwa halbe natürl. Größe.

Innerhalb der organoiden Gallen kann man mehrere Gruppen unterscheiden:

a) Gewisse Glieder erscheinen, gemessen an der „normalen" Pflanze, in veränderter Gestalt. So deformiert ein Rostpilz (Uromyces pisi) die Sprosse einheimischer Euphorbiaarten so stark, daß sie einen ganz anderen Habitus bekommen: die Verzweigung unterbleibt, die Internodien sind überverlängert, die Blätter breiter und kürzer, die Farbe ist gelbgrün. Copium teucrii (Hemiptera) verwandelt die Korolle von Teucrium montanum in große weitbauchige Urnen. Gewisse Milben (Chermes) machen bei der Fichte aus Laubblättern geradezu Niederblätter; Livia juncorum (Hemiptera) wirkt bei Juncusarten, Lonchaea (Fig. 33) bei Cynodon ähnlich. Durch die Milbe Eriophyes dispar werden bei Populus aus den Nebenblättern typische Laubblätter. Sehr häufig werden unter dem Einfluß von Pilzen Staubblätter und Fruchtblätter zu Blumenblättern umgewandelt, die Blüte also gefüllt. Eine ganze Stufenfolge von Mißbildungen[190]) ruft die Laus Siphonocoryne auf Lonicera Periclymenum hervor. Der Parasit befällt die Oberseite der Blätter, seine deformierende Wirkung äußert sich aber in weiter Entfernung, vor allem an den Blütenständen, und um so mehr, je jünger diese zur Zeit der Infektion sind. Am meisten leidet das Gynaeceum, obwohl es zuletzt angelegt wird; es ist also am empfindlichsten. Aeußerlich erscheint der Fruchtknoten länger und schmäler, der Griffel wird schließlich in drei Aeste aufgelöst. An den Samenknospen hypertrophiert der Funiculus, während der Knospenkern mit dem Embryosack bis zum Schwinden zurückgebildet wird. Im

---

190) Diels 1913 Flora **105** 184.

Androeceum schwinden die Antheren, während am Filament Stipulae hervortreten und die Behaarung vermehrt wird. Die Krone wird grün und nimmt radiäre Symmetrie an. Der Kelch wird gar nicht beeinflußt. Weitere Veränderungen treten hinzu: Der Griffel kann zum Staubgefäß werden, so daß die Blüte rein männlich wird; bei frühzeitiger Infektion entstehen völlig sterile Blüten, die nur Blumenkronen führen, zugleich die Zahl der Kreise stark vermehrt haben, also völlig gefüllt sind, oder auch es tritt völlige Vergrünung, Verlaubung der Blüten ein. Im großen und ganzen also kann man sagen: die vegetative Gestaltung erhält das Uebergewicht über die florale. Bei frühzeitigem Erlöschen der Infektion kann auch eine Rekonvaleszenz eintreten, bei der die Mißbildungen stufenweise wieder schwinden.

b) Unter dem Einfluß der Parasiten entstehen Neubildungen, Wurzeln, Sprosse, Blätter, Blüten meist von normaler Gestalt, aber an Orten, wo sie normaler Weise nicht sich bilden können (adventive Bildungen). So treten z. B. an den Knoten der Sprosse von Poa durch Cecidomyia Poae typische Wurzeln auf; viele Blüten zeigen sog. „Durchwachsungen“ besonders nach einer Infektion durch Milben; auf den Blättern von Pteris quadriaurita erzeugt ein Pilz (Taphrina laurenciana) hexenbesenähnliche Sprosse mit abnormalen Blättern; ein anderer Pilz läßt in der weiblichen Blüte von Lychnis Staubgefäße entstehen.

c) Es entstehen Hexenbesen, d. h. Sprosse mit abnorm vielen Seitenzweigen, in denen Knospen, die sonst ruhen, zum Austreiben kommen; so unter dem Einfluß zahlreicher Uredineen, Exoasceen und Milben. Als Beispiel sei Melampsorella Cerastii auf der Weißtanne genannt, durch die nicht nur eine starke Verzweigung erzielt wird, sondern auch die Umwandlung dorsiventraler Sprosse in radiäre, mehrjähriger Blätter in einjährige.

In der anatomischen Struktur kann bei allen diesen organoiden Gallen entweder keinerlei Aenderung gegenüber dem Typus eintreten, oder aber es erfolgt eine Hemmung der Differenzierung, eine Hypoplasie im Sinne von Küster, ähnlich wie sie auch z. B. beim Etiolement beobachtet wird.

Den organoiden werden dann die histoiden Gallen gegenüber gestellt. Eine erste Untergruppe, die Küster „kataplasmatische“ nennt, ist dadurch ausgezeichnet, daß lokale Anschwellungen ohne bestimmte Größe und ohne bestimmte Form auftreten, während im Innern die Gewebebildung ähnlich wie bei den meisten organoiden Gallen vereinfacht erscheint, durchaus an Wundgewebe (Callus, Wundholz) erinnert. Solche Hypertrophien sind vor allem für viele Pilze[191]) charakteristisch, doch werden sie auch von Milben und Hemipteren erzeugt.

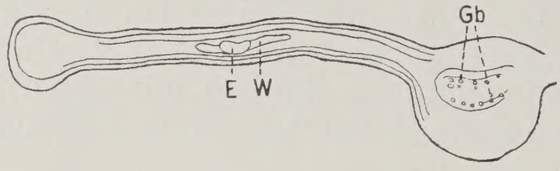
Manchmal besteht der wesentliche Charakter der Galle lediglich in einer stark vermehrten Bildung von Haaren, die oft noch in der Form weit von den normalen abweichen. In anderen Fällen findet ein stark vermehrtes Flächen- oder Dickenwachstum statt, entweder unter ausschließlicher Vergrößerung vorhandener Zellen (Blasengalle von Viburnum) oder unter gleichzeitiger Zellvermehrung. Durch lokales Flächenwachstum entstehen z. B. die so häufigen Beutel-

191) v. Guttenberg 1905 Beitr. z. phys. Anatomie der Gallen. Leipzig.

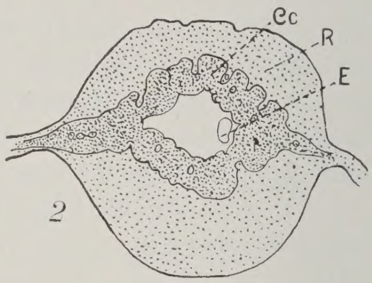
gallen auf Blättern, durch Dickenwachstum sind die Gallen von Exobasidium auf Rhododendron ausgezeichnet.

Wesentlich komplizierter sind diejenigen Gallen, die Küster prosoplasmatische nennt: sie zeichnen sich durch bestimmte Gestalt und durch bestimmte Größe aus, so daß man an diesen Merkmalen die Produkte der einzelnen Parasitenspezies erkennen kann. Selbst auf dem gleichen Substrat, z. B. auf der Eiche, gibt es Hunderte von verschiedenen Gallformen, deren jede ihren spezifischen Erreger hat. Im inneren Bau zeigt sich hier eine Gewebedifferenzierung, die oft über die normale Differenzierung hinausgeht, so daß Zellen und Gewebe auftreten, die man im intakten Mutterorgan zum mindesten an dieser Stelle nicht zu sehen gewohnt ist. Einige Beispiele sollen Bau und Entwicklung dieser Gallen etwas näher erläutern.

Die Blattwespe (Tenthredinee) Pontania (Nematus) proxima[192]) (Fig. 34) lebt auf Weiden. Im Frühjahr, wenn die Blattentfaltung der Weide beginnt, kriecht das Insekt aus der Puppe, begibt sich

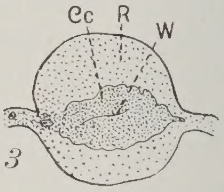


1



2

Fig. 34. Gallen von Pontania (Nematus) auf Salix. *1* Blattquerschnitt von Salix. *Gb* Gefäßbündel der Mittelrippe, *E* Ei der Pontania, *W* Wunde. Vergr. *2* Ausgewachsene Galle im Querschnitt. *E* Larve, *Cc* zentraler Teil, *R* Rinde der Galle. Stärker vergr. *3* Galle ohne Larve. *W* Wunde, sonst wie *2*. Nach Beijerinck.



3

auf die Blattunterseite und sticht hier von der Seitenkante eines Nerven aus parallel der Blattoberfläche ein und sägt mit seiner feinen Chitinsäge eine Spalte ins Gewebe. Darauf legt es in die Wundhöhle ein Ei und gibt aus der sog. „Giftblase" einen Tropfen Sekret hinzu. In 2—3 Tagen ist das Sekret vakuolisiert und schließlich ganz verschwunden, und schon in 2—3 Wochen ist an dieser Stelle eine auf Ober- und Unterseite halbkugelige Wucherung entstanden, in deren Hohlraum die Larve, noch von der Eischale umgeben, lebt. Erst nach Fertigstellung der definitiven Größe (etwa 5 mm Dicke bei 12 mm Länge) kriecht die Larve aus, frißt von dem Gallengewebe, das übrigens in diesem Falle keine sehr weitgehende Differenzierung erfährt, und verläßt schließlich die Galle, um sich zu verpuppen.

Die Gallwespen (Cynipiden), die vor allem die Eiche besiedeln, liefern Gallen von höchster Ausbildung. — Sehr häufig findet man bei uns im ersten Sommer am Gipfel der Eichenzweige nahezu kugelige Anschwellungen von 3—5 cm Durchmesser. Sie

192) Beijerinck 1888 Bot. Ztg. **46** 1. W. Magnus 1914 Die Entstehung der Pflanzengallen. Jena.

193) Beijerinck 1882 Verh. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam Deel 22. (Beob. über die ersten Entwicklungsstadien der Cynipidengallen.)

sind gewöhnlich auf der einen Seite rot angelaufen und haben unter der dünnen glänzenden Epidermis eine dicke schwammige, gerbstoffreiche Rinde. Nahe der Basis sind dann in diese Rinde zahllose Larvenkammern eingesetzt, deren jede von einem sklerenchymatischen Mantel umschlossen wird. Der Erreger dieser Galle ist Cynips terminalis (Teras terminalis, Biorrhiza terminalis), und Beijerinck[193]) hat mit größter Sorgfalt ihren Entwicklungsgang aufgedeckt. Die weibliche Wespe (Fig. 35 *A*) sticht schon im Winter an mehr oder weniger schwächlichen Knospen der Eiche von außen quer ein und sägt dann etwa in der Höhe, wo die Knospenschuppen aufhören und die Laubblätter beginnen, die ganze Knospenachse quer durch, so

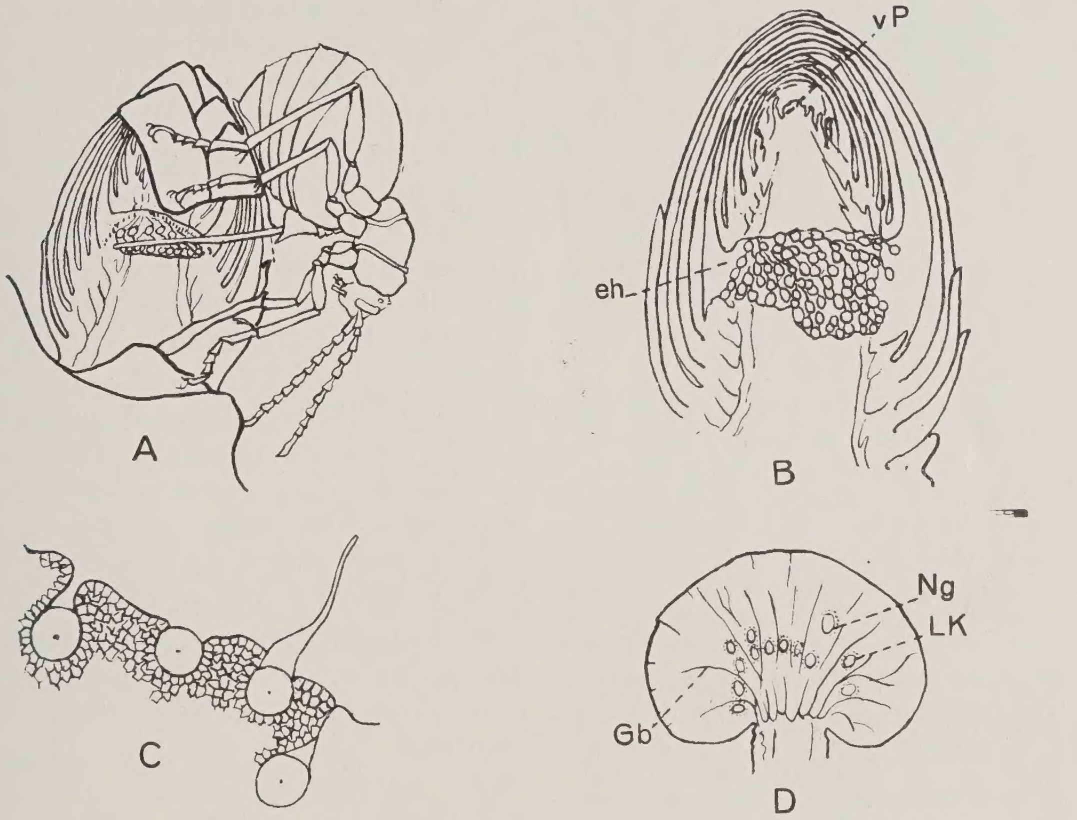


Fig. 35. *A* Biorrhiza aptera, in eine Eichenknospe Eier legend. Die Knospe oben perspektivisch, unten im Längsschnitt. *B* Eichenknospe, in der Biorrhiza ihre Eier abgelegt hat. *vP* Vegetationspunkt, *eh* Eihöhlung. *C* Der Callus an der Wundstelle hüllt die Eier mit ihren langen Stielen ein. *D* Längsschnitt der jungen Terminalisgalle. *LK* Larvenkammer, *Ng* Nährgewebe, *Gb* Gefäßbündel.

daß der Laubsproß völlig abgetrennt wird und bald vertrocknet. Auf die Querwunde aber legt sie dann eine große Anzahl von Eiern (Fig. 35 *B*), nebst einer zähen Schleimsubstanz. Darauf beginnt ein Gewebe aus der Wunde zu sprießen, das sich zunächst in nichts von einem Callus unterscheidet, der an einer mit einem Messer quer durchschnittenen Knospe entsteht, das aber bald sehr viel lebhafter wächst als ein solcher und die einzelnen Eier, in denen inzwischen die Larven entstanden sind, umwallt (Fig. 35 *C*). Aber diese Umwallung geschieht nicht einfach so, wie beliebige tote Körper eingewallt werden, sondern in der Weise[194]), daß die Zellen, auf denen die Eier aufliegen, desorganisiert und aufgelöst werden. In

194) W. Magnus 1914 (Anm. 192) S. 21.

die so entstehenden Höhlungen sinkt die Larve dann ein, und jetzt erst treten rings um die Larvenhöhlen reichlich Zellteilungen auf und die Callusbildung nimmt beträchtlich an Intensität zu (Fig. 35 *D*). Von der Schilderung der weiteren Veränderungen bis zum fertigen Zustand der Galle sei hier abgesehen und auch nur flüchtig erwähnt, daß die Weibchen von Biorrhiza terminalis sofort nach dem Verlassen der Galle befruchtet werden und ihre Eier im Boden in einjährige Eichenwurzeln legen. Hier bilden sich dann die ganz anders aussehenden Gallen der ungeschlechtlichen zweiten Generation (B. aptera) die ihrerseits wieder in regelmäßigem Wechsel die „Terminalis“-Galle erzeugt.

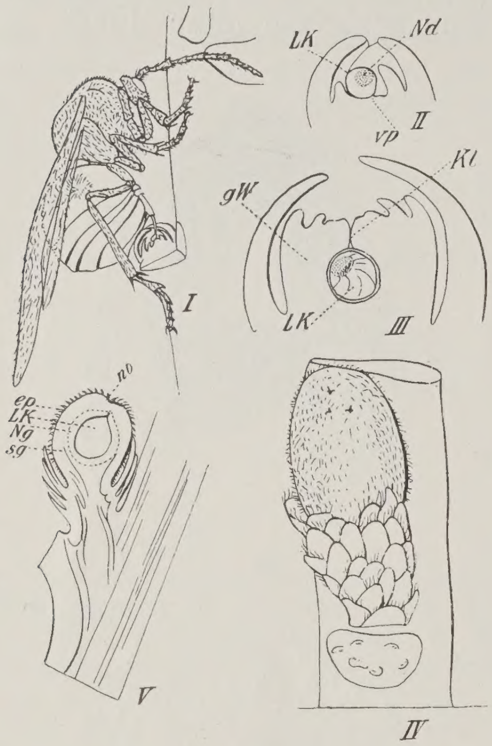


Fig. 36. Die Galle von Spathegaster Taschenbergi. Nach Beijerinck [193]). *I* Foliiwespe, ein Ei in eine Knospe legend. *II* Vegetationspunkt (*vp*) dieser Knospe mit dem Larvenkörper *LK*, *Nd* Dotter. *III* Derselbe nach Umwallung des Eies, *gW* die Wucherung, *LK* Larve, *Kl* Kammerloch. *IV* Junge Galle in Gesamtansicht. *V* Junge Galle im Längsschnitt, *LK* Larvenkammer, *Ng* Nahrungsgewebe, *sg* Stärkegewebe, *ep* Epidermis.

Als zweites Beispiel einer Cynipidengalle sei ebenfalls nach den Studien von Beijerinck die Entwicklung der bekannten auf den Blättern unserer Eichen so häufig auftretenden „Folii“-Galle geschildert.

Die Gallen von Dryophanta folii sind grüne, stellenweise rot angelaufene Kugeln von 1—3 cm Durchmesser, die auf der Unterseite des Eichenblattes an Nerven befestigt sind. Unter ihrer chlorophyllführenden, aber spaltöffnungsfreien Epidermis finden sich isodiametrische oder kuglige, ebenfalls chlorophyllführende Zellen. Diese gehen nach innen in ein außerordentlich lockeres, von großen Interzellularen durchzogenes Schwammgewebe über, das auch durch seinen reichen Gerbstoffgehalt charakterisiert ist. Im Zentrum findet man im Herbst in einer geräumigen Höhle das Insekt, vom Schwammgewebe noch durch eine Hohlkugel von verdickten Parenchymzellen geschieden. Es nagt sich nun einen Kanal bis zur Epidermis und durchbricht diese dann im November, bei Eintritt niederer Temperatur. Die ausgeschlüpften Wespen sind samt und sonders weiblich und und legen ohne Befruchtung ihre Eier ab, was ja bei Insekten auch sonst häufig vorkommt. Zur Eiablage begibt sich das Tier an schlafende Augen, die an der Basis alter Stämme zu finden sind; es durchbohrt einige Knospenschuppen (Fig. 36 *I*) und weiß dann sein Ei genau auf die Spitze des Vegetationspunktes abzulegen und mit zufließendem Schleim daselbst zu befestigen. Schon aus dem Ort der Eiablage wird man schließen können, daß aus diesem Ei etwas anderes als eine Foliigalle hervorgeht. In der Tat wird das Ei im Frühjahr vom Vegetationspunkt umwallt und es kommt so (Fig. 36 *III*) in ein bildungsfähiges Gewebe von ziemlicher Ausdehnung zu liegen, das aus dem Vegetationspunkt und seinen jüngsten Ausgliederungen

entstanden ist; kein Zweifel[194]), daß auch hier der Umwallung ausgedehnte Lösungsprozesse vorausgehen, wie sie eben bei der Terminalis-Galle geschildert wurden. Aus der Knospe geht dann die Galle hervor, die im ausgewachsenen Zustande 2 mm dick und 4—5 mm lang ist; ihr Aussehen wird durch Fig. 36 *IV* dargestellt. Man bemerkt den länglichen Körper an der Spitze, die eigentliche Galle, und an ihrer Basis die unveränderten Knospenschuppen. Einen Längsschnitt durch einen jugendlicheren Zustand gibt Fig. 36 *V*. Im Zentrum befindet sich der Raum, in dem sich die Larve aufhält. An diesen schließt sich eine Lage von Zellen an, die durch große Kerne und durch dichtes eiweiß- und fettreiches Plasma ausgezeichnet sind; man nennt sie die Nährschicht, denn die Larve lebt von ihr. Der ganze Raum zwischen der Nährschicht und den in Papillen auswachsenden Epidermiszellen ist von mäßig verdickten, amylumhaltigen Zellen gebildet, die auch in der reifen Galle erhalten bleiben. Von unten her dringen schließlich noch Gefäßbündel in die Gallenrinde und verzweigen sich in ihr.

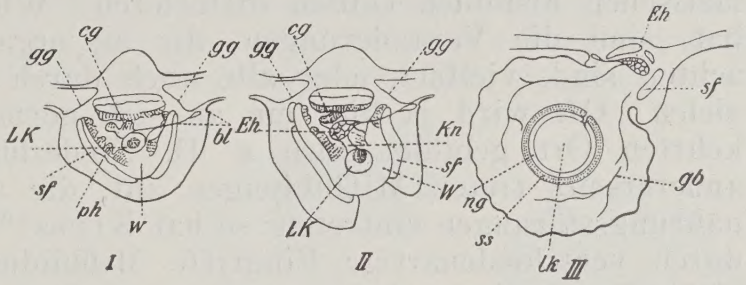


Fig. 37. Entwicklung der Galle von Dryophanta folii. Querschnitte durch die Blattrippe der Eiche. Nach Beijerinck. *I* Bildung der Gallwucherung (*W*) aus dem Phloem. *II* Sprengung der Rinde. *III* Junge, fast fertige Galle. *gg* Grenze des Assimilationsgewebes im Blatt, *sf* Sklerenchym, *ph* Phloem, *cg* Gefäßbündel aus der Mitte der Rippe, *W* Gallwucherung, *Kn* Kanal, *Lk* Larvenkörper, *Eh* Eihöhlung, *lk* Larvenkammer, *gb* Gefäßbündel, *ng* Nahrungsschicht, *ss* Steinzellschicht.

Anfang Juni schlüpfen aus diesen Gallen die Wespen aus. Dieses Mal männliche und weibliche Tiere; die letzteren sind der Foliiwespe ähnlich, doch zeichnen sie sich durch bedeutend geringere Dimensionen aus. Diese Tiere wurden, vor der Erkenntnis ihres Zusammenhanges mit Dryophanta folii, als Spathegaster Taschenbergi bezeichnet, und deshalb heißt auch heute noch die Galle „Taschenbergi"-Galle. Das Taschenbergi-Weibchen begibt sich nach der Befruchtung auf die Unterseite noch nicht ganz ausgewachsener Eichenblätter, sticht mit dem Legerohr tief in einen größeren Nerven und legt daselbst ein Ei ab. Aus dem Siebteil eines benachbarten Gefäßbündels entsteht dann eine Gallwucherung (Fig. 37 *I*), die bald die Rinde des Nerven sprengt, und in deren zentralen Hohlraum sich die junge Larve begibt, nachdem sie die Eihaut verlassen hat (*II*). Die endogen wie eine Wurzel entstandene Gallwucherung wächst nun zu einer bald äußerlich sichtbaren Kugel heran, die nur noch mit einem Stielchen im Innern des Blattnerven wurzelt. Sie zeigt eine auffällige Differenzierung ihrer Gewebe (*III*); man kann drei Kugelschalen unterscheiden. Zu innerst findet sich die an die Larvenkammer grenzende Nährschicht; an sie schließt sich ein sklerenchymatischer Beleg an, und endlich folgt zu äußerst ein mächtiges, von Gefäßbündeln durchzogenes Rindengewebe. In diesem Stadium ist aber die Galle noch bei weitem nicht ausgewachsen. In der Folge nimmt neben der Rinde auch die Sklerenchymschicht noch beträchtlich zu, wobei vereinzelte dünnwandige Zellen, sowie die dünnwandigsten Stellen der Sklerenchymzellen stark wachsen; gleichzeitig

füllen sich diese Elemente mit Reservestoffen. Beijerinck bezeichnet diese Schicht als sekundäres Nährgewebe; es fällt, ebenso wie das primäre, der Larve zum Opfer. Unmittelbar an der Stelle, wo das Tier frißt, findet man immer die größten Zellen.

Ursachen der Gallen. Die Gallen stellen ein entwicklungsphysiologisches Experiment der Natur im großen Stil vor, das geeignet ist, auch Licht auf die normale Entwicklung der Pflanze zu werfen. Deshalb haben sie von alters her das Interesse der Botaniker sehr in Anspruch genommen. An Gedanken und Versuchen, ihre Ursachen näher zu ergründen, hat es nicht gefehlt; doch ist bis zum heutigen Tage etwas Abschließendes nicht erzielt.

Es ist kaum anzunehmen, daß alle Gallbildungen als einheitliche Erscheinungen zu betrachten sind. Typische organoide Gallen dürften auch in bezug auf ihre Aetiologie zum mindesten von den protoplasmatischen histoiden Gallen differieren. Wie Küster hervorgehoben hat, sind die Veränderungen, die an organoiden Gallen zu beobachten sind, vielfach oder alle auch durch andere Eingriffe zu erzielen. Oft wird ja hier ein an sich normales Organ nur am verkehrten Ort gebildet, also z. B. Niederblätter statt Laubblätter; andererseits treten Mißbildungen auf, die auch nach sonstigen Ernährungsstörungen eintreten; so hat Klebs[195]) z. B. bei Sempervivum durch verschiedenartige Eingriffe Mißbildungen in den Blüten erzielt, die durchaus den organoiden Gallen vergleichbar sind. Dementsprechend wird man vermuten dürfen, daß auch diese Gallen durch stoffliche Aenderungen, also vor allem Nahrungsentzug durch den Parasiten, bedingt sind, zu dem freilich auch die Wirkung ausgeschiedener Gifte treten mag. An einfache Stoffentziehung wird man z. B. bei den oben ausführlich beschriebenen Siphonocoryne-Gallen auf Lonicera denken, wo zweifellos der Parasit aus den Gefäßbündeln Nahrung entnimmt, wo die Veränderung in beträchtlicher Entfernung vom Parasiten sich geltend macht und sich in Gestalten bewegt, die auch ohne Infektion einfach durch stoffliche Einwirkungen auftreten können. Verminderung der Assimilate und vielleicht auch ein vermehrter Zustrom von Nährsalzen hat ja anderwärts den Erfolg, die vegetativen Prozesse im Gegensatz zu den floralen zu fördern. Ein exakter Beweis für diese Ansicht fehlt freilich. Mit Recht hebt Magnus hervor, daß man aus gleichem Erfolg nicht mit Sicherheit auf gleiche Ursachen schließen darf.

Andere Verhältnisse liegen offenbar bei den komplizierteren histoiden Gallen vor, wo Gestalten und Strukturen auftreten, die „neu" sind, insofern als sie dem Organismus für gewöhnlich fehlen. Schon Malpighi[196]) sprach die Vermutung aus, daß ein „Saft" des Tieres in den Körper der Pflanze ströme und so zur Bildung von Gallen führe. Aehnlich dachte auch Hofmeister[197]), der flüssige, die Zellen auf erhebliche Distanzen durchdringende Substanzen der Tiere von Einfluß auf die Gallbildung sein läßt. Aber erst Beijerinck[198]) hat solche Vorstellungen näher begründet und versucht, sie auch experimentell zu erhärten. Was er sich eigentlich unter diesen „gallenbildenden Stoffen" gedacht hat, geht am deutlichsten

195) Klebs 1906 Abh. naturf. Ges. Halle **25**.
196) Küster 1913 (Anm. 188) S. 542.
197) Hofmeister 1868 Allg. Morphologie. Leipzig S. 635.
198) Beijerinck Ges. Abh. II 128 u. 135.

aus folgender Stelle hervor: „Wenn man voraussetzt, daß die Substanz, welche Gallbildung verursacht, eben wie das Protoplasma der Pflanze ein lebender Stoff ist, welcher selbst unbegrenzt weiter wachsen kann ...“ Hier wird also geradezu von der Möglichkeit gesprochen, daß Protoplasma aus den Parasiten einträte, aber es wird dann auch gezeigt, daß diese Vermutung falsch sei, weil eben die Gallenbildung immer eine begrenzte ist, also keinerlei Kennzeichen für ein Wachstum dieser hypothetischen Substanz vorliegt. Da nun aber diese Substanz, die ja bei gewissen Cynipiden direkt gesehen werden kann und ihrem Ursprung nach bekannt ist, an Menge sehr gering erscheint gegenüber dem Umfang ihrer Wirkung, so vergleicht sie Beijerinck mit den Enzymen, die auch in geringer Menge große Wirkung ausüben; er betont ihren Gegensatz gegen die gewöhnlichen Enzyme und nennt sie Wuchsenzyme. „Die sehr große physiologische und anatomische Analogie, welche zwischen den Cecidien und den normalen Organen existiert, zwingt uns, diese augenscheinlich so verschiedenen Produkte des Lebens, als

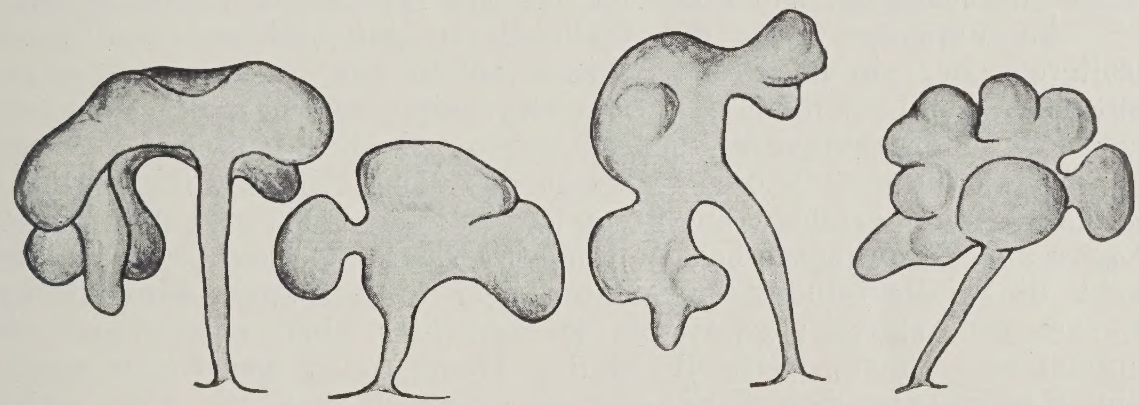


Fig. 38. Erineum-Gallen auf Alnus. Keulenförmige und pilzförmige Haare. Nach Küster. Vergr.

durch ähnliche Kräfte erzeugt, aufzufassen. Wenn Wuchsenzyme das cecidiogene Plasma affizieren, so muß das Nämliche der Fall sein, wenn eine Blattanlage aus einem Meristem entsteht; allein im letzteren Falle ist das Wuchsenzym natürlich ein Produkt des pflanzlichen Protoplasmas selbst, während es im ersteren durch ein Tier in das Protoplasma der Pflanze gebracht wird.“

Es ist oft gefragt worden, ob die Gallen Eigentümlichkeiten aufweisen, die der normalen Pflanze fehlen. Abgesehen von der äußeren Form, galt diese Frage vor allem dem Bau der Zellen und Gewebe. In dieser Hinsicht ist zu betonen, daß häufig bei starkem Wachstum die Teilung ausbleiben kann, so daß Riesenzellen entstehen, die oft mit vielen Kernen versehen sind. Und auch Zellformen und Gewebearten treten auf, die der typischen Pflanze fehlen. Es sei auf Fig. 38 verwiesen, die Haare einer Alnus nach Infektion mit Erineum darstellt, und noch besonders an die oft so eigentümlichen Sklerenchymzellen vieler Cynipidengallen erinnert. Somit kann die Existenz von „Neubildungen“ in den Gallen nicht geleugnet werden[199]). Wenn man aber aus dieser Tatsache eine Stütze für die Annahme der „Wuchsenzyme“ nehmen will, muß man doch vorsichtig sein. Es wird später zu zeigen sein, daß unter der Hand des

199) Küster 1916 Path. Pflanzenanatomie. Weidel 1911 Flora **102** 279.

Experimentators die Pflanzen oft Gestalten annehmen, die ihnen für gewöhnlich ganz fremd sind. Man darf daraus aber nicht den Schluß ziehen, daß nun durch gewisse äußere Einflüsse die Pflanze neue Fähigkeiten erlangt habe — vielmehr wird man umgekehrt sagen, daß die neuen Verhältnisse uns unbekannte Reaktionsmöglichkeiten der Pflanze aufgedeckt haben. Genau so liegt die Sache bei den Gallen.

Immerhin hat die Beijerincksche Hypothese von den „Wuchsenzymen" zu mancherlei Versuchen geführt. Beijerinck selbst hat bei Pontania gezeigt, daß auch ohne Ei Gallen entstehen können (Fig. 34, *3*), sei es, daß das Insekt kein Ei ablegt, oder daß dieses nachträglich künstlich zerstört wird. Beijerinck nahm an, daß der Schleim, der vom Insekt aus der Giftblase abgegeben wird, das gesuchte Wuchsenzym enthalte. Allein W. Magnus ist es nicht gelungen, mit solchem an anderen Orten Gallenbildung hervorzurufen. Demnach ist dieser Autor der Meinung, es könne die Galle ebensogut auch die Folge der besonderen Art der Verwundung sein. Wunden aber in ähnlicher Weise herzustellen, wie Pontania das tut, ist technisch unmöglich.

An Versuchen, aus den Gallentieren gallenbildende Stoffe zu isolieren oder sie im Preßsaft, ja sogar in den Exkrementen nachzuweisen, fehlt es nicht[200]). Die Ergebnisse haben wenig Positives gebracht. Verwundungen aber entstehen bei allen Gallen. Während sie bei Pontania auf die Tätigkeit des Muttertieres allein zurückzuführen sind, erfolgen sie in anderen Fällen auch von der jungen Larve aus. Und gerade bei den kompliziertesten Gallen der Cynipiden geht die Gallenbildung nur unter dem fortgesetzten Einfluß der Larven von statten; zweifellos entsteht hier nicht etwa durch ein einmal eingeführtes Gift die Galle. Heute, nach den Erfahrungen, die Haberlandt bei Verwundungen gemacht hat (S. 133), wird man nun den Verwundungen gewiß eine recht große Rolle bei der Gallbildung zuschreiben dürfen und betonen können, daß von der Art der Verwundung offenbar sehr viel abhängen kann. Auch wird man die Lösung von jungen Zellen, die bei den Cynipiden Regel ist, als besonders geeignet ansehen, Wundstoffe entstehen zu lassen, die gestaltbildend wirken können.

Ob aber die Tätigkeit des Insektes sich auf derartige Veränderungen beschränkt, ist doch noch ganz ungewiß. Die so verschiedene Gestalt der zahlreichen Cynipidengallen auf der Eiche macht es wenig wahrscheinlich, daß da jedesmal die Art der Verwundung spezifisch verschieden sein kann, sie spricht vielmehr doch für Wirkungen chemischer Substanzen, die vom Tier ausgehen, wobei ganz unentschieden bleiben mag, ob diese als „Enzyme" bezeichnet werden dürfen oder nicht.

Etwas Sicheres aber, das muß betont werden, wissen wir über solche Substanzen, die vielleicht mit den Hormonen des Tierkörpers vergleichbar sind, nicht. Und während Küster und Winkler[201]) z. B. für ihre Existenz eintreten, suchen andere Autoren, wie W. Magnus und Giesenhagen[202]) in Verwundung, Stoffaustausch ohne

200) W. Magnus 1914 s. 192. Molliard Bot. Cbl. 138 280. Küster Ref. über Cosens. Zeitschr. f. Bot. 1913 5 661.

201) Küster 1911 s. 188. Winkler 1912 Untersuchungen über Pfropfbastarde I. Jena.

202) Magnus 1914 s. 192. Giesenhagen 1917 Jahrb. wiss. Bot. 58 66.

spezifisch morphogene Substanzen und in mechanischen Einflüssen die Ursachen der Gallbildung.

Nimmt man solche spezifisch morphogenen Stoffe an, so wird man ihnen auch die Fähigkeit zuschreiben, auf eine gewisse Entfernung hin durch die lebenden Gewebe zu diffundieren, denn eine Fernwirkung ist bei der Gallbildung sehr verbreitet. So sieht man bei den Erineum-Gallen nicht nur die direkt betroffenen Epidermiszellen der Blattunterseite, sondern auch die der gegenüberliegenden Oberseite auswachsen, und in den meisten Fällen erstreckt sich ja die Gallbildung von der Infektionsstelle aus nach allen Richtungen hin gleich weit. Andererseits ist aber doch auch bekannt, daß namentlich Leitbündel diese Ausbreitung der Gallwirkung hemmen oder fördern können. — Natürlich lassen sich solche Fernwirkungen auch anders als durch Diffusion eines spezifischen Stoffes erklären. Auch Stoffentzug z. B. wird sich immer auf eine bestimmte Entfernung hin geltend machen.

Erst in neuester Zeit konnte zum erstenmal auch eine Gallbildung durch Uebertritt lebenden Protoplasmas beobachtet werden. Nach Burgeff[203]) erfolgt die Infektion von Mucor durch die parasitische Mucorinee Chaetocladium in der Weise, daß ein den Mucor berührendes Hyphenende von Chaetocladium an seiner Spitze eine vielkernige Zelle abschnürt. Nach Lösung der Membran tritt das lebende Plasma dieser Zelle in den Mucor über. Aus dem Gemisch der beiden Protoplasten geht dann eine stark wachsende und sich verzweigende Galle komplizierter Gestalt hervor. Hier läge also offenbar die Möglichkeit vor, daß mit dem Uebertritt eines spezifischen Protoplasmas auch wirklich neue Eigenschaften in der Galle zum Vorschein kämen; nachgewiesen sind solche aber noch nicht, und es steht nicht einmal fest, ob das übergetretene Protoplasma mit seinen Kernen eine Vermehrung erfährt. Offenbar handelt es sich auch um einen Fall von geringer Verbreitung.

Zum Schluß einige Worte über den **Nutzen** der Gallen. Ein solcher besteht für die Pflanze nicht. In die Augen springend dagegen ist die Zweckmäßigkeit des Baues mancher Gallen für das Tier. Eine ähnliche Differenzierung der Gewebe wie bei Dryophanta findet sich auch bei anderen Gallen; Gewebe, die speziell der Ernährung, dem mechanischen oder chemischen Schutz des Insekts dienen, sind nicht selten. Auch finden sich noch andere Einrichtungen, die fast noch deutlicher ihre Bedeutung für den Parasiten zeigen, so z. B. die Ausbildung von Deckeln an der Galle von Cecidoses eremita[204]). Ohne jede Gegenleistung verstehen es die Gallenbewohner, ihre Wirte für sich auszunützen. Die Pflanze macht gar keinen Versuch, sich vom Parasiten zu befreien, sie liefert ihm willig alle Stoffe, die er zu seiner Ernährung bedarf, ja sie baut ihm noch ein besonderes Haus, kurz sie behandelt ihn wie ein eigenes Organ. Daraus wird man wohl den Schluß ziehen müssen, daß die Pflanze die vom Gallenbewohner erzeugten Stoffe nicht von ihren eigenen unterscheiden kann, und daß auch im normalen Entwicklungsgang stoffliche Beeinflussungen einzelner Teile durch andere eine große Rolle spielen dürften. Eine solche Schlußfolgerung aber erscheint uns wichtiger als etwa der Versuch, die Zweckmäßigkeit

203) Burgeff 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 1.
204) Abb. bei Kerner 1891 Pflanzenleben. Leipzig u. Wien II 526 Fig. 5.

der Gallenstruktur zum Kristallisationskeim für eine neue Philosophie zu machen.

Flechten. Andere, aber gleichfalls interessante Verhältnisse treffen wir an, wenn wir schließlich, als ein Beispiel von Symbiose, noch die Flechten betrachten. Daß hier wahrscheinlich jeder der beiden zu einer Genossenschaft vereinten Organismen aus der Vereinigung Vorteil zieht, ist früher erwähnt worden (Band 1). Streng zu beweisen ist diese Auffassung freilich nicht. Förderungen haben wir ja auch durch echte Parasiten kennen gelernt, und vielleicht sind die Algen gar nicht immer „gefördert" in den Flechten; wenigstens könnte man auf eine gewisse Schädigung daraus schließen, daß sie im Konsortium nicht zu fruktifizieren pflegen[205]. — In bezug auf die Gestalt der Genossenschaft treffen wir nun aber wesentliche Differenzen an. Bei manchen Flechten, z. B. bei Ephebe, dominiert im Konsortium die Alge, und die „Flechte" hat im wesentlichen das gleiche Aussehen wie die Alge ohne Pilz. Ein Gegenstück dazu bildet die „Hymenolichene" Cora, bei der die Form durchaus vom Pilz, einer Telephoree, bestimmt wird. Durch die Untersuchungen MÖLLERS[206]) wissen wir, daß derselbe Pilz mit einer anderen Alge eine andere Flechte (Dictyonema) bildet. Cora entsteht, wenn sich der Pilz mit Chroococcaceen, Dictyonema dagegen, wenn er sich mit Scytonema vereinigt. „Die Scytonemafäden sind aber viel kräftigere und bezüglich der Wachstumsrichtung eigenwilligere Gebilde als die einzelligen Chroococcaceen. Sie führen mit dem Pilz einen Kampf um den formbestimmenden Einfluß auf das Gesamtwesen; bei Ausbildung der Flechte in der Luft ist der Pilz unbestrittener Herrscher (echte Dictyonemaform), geht aber die Flechte auf feste Unterlage über, so gewinnen die Algen die Oberhand, sie bestimmen die Formausbildung allein („Laudatea"-Form), und der Pilz wird ihr folgsamer Begleiter" (MÖLLER). Betrachten wir also den Pilz, so kann dieser einmal als algenfreie Telephoree wachsen, er kann aber auch, wenn er auf geeignete Algen trifft, im Laufe seiner Entwicklung die Cora-, Dictyonema- und die Laudateaform annehmen. Nicht so klar wie in diesem Fall läßt sich bei der Mehrzahl der Flechten übersehen, ob der Pilz oder die Alge die Form der Flechte bedingt, oder ob diese das Resultat eines Kampfes zwischen den beiden Komponenten ist, weil wir ja da die Wuchsweise des algenfreien Pilzes gar nicht oder nur unvollkommen kennen[207]).

Ardisia. In vielen anderen Fällen von Symbiose und ihren Uebergängen zum Parasitismus zeigt sich, daß Formänderungen mit dem Zusammenleben der beiden Organismen verbunden sind. Die Kenntnis eines sehr merkwürdigen Falles von Beeinflussung aber verdanken wir MIEHE[208]). Ardisia crenata enthält in ihren Blättern gewisse Bakterien. Wird die Pflanze ohne diese Bakterien gezogen, so bildet sie sonderbare Knollen ohne Blätter und geht schließlich zugrunde. Es macht den Eindruck, als ob hier ein Stoffwechselprodukt der Bakterien für die normale Entwicklung notwendig wäre.

---

205) In der Tat mehren sich die Beobachtungen, nach denen (wenigstens in gewissen Fällen) der Pilz zweifellos auf der Alge parasitiert. Vgl. DANILOW 1910 Bull. jard. Pétersbourg **10** 33, zit. nach Nat. Rundschau **25** 423. NIENBURG 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 529.

206) MÖLLER 1893 Flora **77** 254.

207) Vgl. WINKLER 1912 (zit. Anm. 201) S. 102.

208) MIEHE 1917 Jahrb. wiss. Bot. **58** 29.

7. Transplantation.

Bei der Gallenbildung und bei der Flechtensymbiose sind formative Erfolge geschildert worden, die dem Zusammenleben zweier Organismen in der Natur entspringen. Aber auch künstlich lassen sich Organismen so vereinigen, daß eine wirkliche Verwachsung eintritt und die beiden Komponenten eine einzige Lebensgemeinschaft bilden. Diese künstliche Verwachsung wird als Transplantation bezeichnet; sie ist in der Gärtnerei schon seit langer Zeit üblich, während sie in der Wissenschaft erst durch VOECHTING[209]) und WINKLER[215]) zu Bedeutung gekommen ist.

Man kann zunächst einmal Gewebe verpflanzen, z. B. an einer anderen Stelle der gleichen Pflanze zur Anheilung bringen. Man kann sie aber auch auf einem anderen Individuum derselben Art, ja sogar vielfach auf einer anderen Spezies zur Anheilung bringen. Von Interesse sind diese Versuche vor allem dann, wenn das Gewebe, das transplantiert wird, einen Vegetationspunkt aufweist, namentlich wenn es eine oder mehrere Stammknospen besitzt. Eine Transplantation von knospenführenden Teilen wird in der Gärtnereipraxis außerordentlich häufig ausgeführt, und zwar wird beim „Okulieren“ nur eine Knospe, beim „Pfropfen“ aber ein kleiner Zweig transplantiert. Den Teil, der transplantiert wird, bezeichnet man als „Reis“, den anderen, auf den transplantiert wird, als „Unterlage“. Beim Okulieren besteht das „Reis“ aus einem schildförmigen Stück Rinde nebst ansitzender Knospe, das sorgfältig vom Holzkörper abgelöst und auf der Unterlage nach Abheben von zwei Rindenflügeln an das Cambium angepreßt wird. Es verwächst Cambium mit Cambium, und darauf treibt die Knospe aus. Von den Pfropfmethoden, deren zahllose existieren, wollen wir nur eine hier anführen, das Pfropfen in den Spalt: die Unterlage wird dekapitiert und am Ende der Länge nach gespalten; in den Spalt wird die keilförmig zugespitzte Basis des Reises eingefügt. In diesem wie im vorigen Fall bedarf es eines guten Verbandes, bis die Vereinigung erzielt ist. Die Verwachsung aber ist schließlich eine vollkommene, da STRASBURGER[210]) sogar Protoplasmaverbindungen zwischen Reis und Unterlage feststellen konnte.

Man kann, wie bemerkt, das Reis auch auf eine andere Spezies transplantieren, doch können nicht beliebige Pflanzen miteinander verwachsen, es ist dazu eine gewisse Verwandtschaft nötig; es geht aber die Verwachsungsfähigkeit keineswegs der systematischen Verwandtschaft parallel. Apfel und Birne z. B. verwachsen schlecht, obwohl sie zur selben Gattung gerechnet werden, dagegen verwächst die Birne mit der Quitte, die man in eine andere Gattung zu stellen pflegt, sehr leicht. Ebenso gedeihen Reiser der Kartoffel auf Datura und Physalis besser als auf manchen Arten der Gattung Solanum. Auf Peireskia aculeata kann man, wie es scheint, alle anderen Kakteen leicht aufpfropfen, während andere Peireskiaarten schlechte Unterlagen sind. Das alles sind Tatsachen, die wir als gegeben hinnehmen müssen; zu erklären sind sie vorläufig nicht.

Die Einwirkungen, die zwischen Reis und Unterlage nachweisbar sind, können zunächst rein quantitative sein. Es gibt Pflanzen, die sich als Reiser auf einer anderen Spezies üppiger entwickeln als

209) VOECHTING 1892 Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.
210) STRASBURGER 1901 Jahrb. wiss. Bot. 36 493.

auf ihrer eigenen Art, so Physalis auf Kartoffel, Arabis albida auf Brassica oleracea, Solanum dulcamara auf Lycopersicum. Umgekehrt kann das Wachstum des Reises durch die Unterlage auch gehemmt werden, und da mit der Hemmung des vegetativen Wachstums oft eine Förderung der Blütenbildung Hand in Hand geht, so wird die Transplantation aus diesem Grunde häufig in der Obstbaumzucht angewandt. Birnen z. B., die als Zwergbäume wachsen sollen, werden auf die Quitte, Aepfel werden zum gleichen Zweck auf Malus paradisiaca gepfropft. Mit der Aenderung im Wachstum hängt vielfach eine Verlängerung in der Lebensdauer zusammen: die Zwergäpfel, die auf Malus paradisiaca gepfropft sind, werden nur 15—25 Jahre alt, während ein normaler Apfelbaum ca. 200 Jahre erreicht. Pistacia vera wird als Sämling höchstens 150 Jahre, auf P. terebinthus gepfropft 200, auf Pistacia lentiscus 40 Jahre alt; im ersten Fall tritt also Erhöhung, im zweiten Verringerung der Lebensdauer ein. Einjährige Pflanzen können meistens durch Transplantation nicht in mehrjährige verwandelt werden, doch hat Lindemuth[211]) die einjährige Modiola caroliniana als Unterlage eines Abutilon Thompsoni $3^{1}/_{2}$ Jahre am Leben erhalten, und weitere Erfolge in dieser Richtung sind recht wahrscheinlich[212]).

Sehr viel einfacher ist die Veränderung etwa des Pfropfreises durch die Unterlage (oder umgekehrt) wenn ein spezifisches Stoffwechselprodukt der einen Species in die andere überdiffundiert. Das ist z. B. für gewisse Tabakalkaloide nachgewiesen, die in der als Unterlage benutzten Kartoffel auftraten[213]). Damit ist zwar keine dauernde spezifische Veränderung dieser Unterlage erzielt[214]), aber es ist doch eine qualitative Beeinflussung durch die Pfropfsymbiose eingetreten und ebenso wie hier zeigt sich allgemein, daß solche niemals so weit geht, daß die spezifischen Eigenschaften der beiden vereinigten Pflanzen eine Aenderung erleiden; auf dieser Erfahrung beruht ja gerade die Verwendung der Transplantation in der gärtnerischen Praxis. Andere Qualitätsänderungen kommen aber

Fig. 39. Rübe nach Voechting. *1* Zwei Reiser auf eine diesjährige Rübe gepfropft. *2* Dasselbe Objekt später. *3* Vorjährige Rübe, auf die drei Reiser gepfropft wurden, die nach oben in Blütenstände ausgingen (nur ihre Basis ist dargestellt).

211) Lindemuth 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 515. Lieske 1920 Ber. Bot. Ges. **38** 360.

212) Eine weitgehende Beeinflussung der Unterlage durch das Pfropfreis hat Comes 1915 Bot. Cbl. **134** 205 beschrieben.

213) A. Meyer u. Schmidt 1910 Flora **100** 317. Winkler Unters. über Pfropfbastarde **1** 53. Jena 1912.

214) Auf einem Stoffübertritt in die Unterlage dürfte es auch beruhen, wenn chlorotische Edelreiser eine Chlorose der Unterlage herbeiführen. Baur 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 410.

vor, sind auch in obigem schon gestreift, wenn erwähnt wurde, daß die Obstbäume durch Transplantation zu reichlicherer Blüte und Fruchtbildung gebracht werden können. Einen sehr interessanten Versuch über qualitative Beeinflussung verdanken wir ferner VOECHTING[209]). Er hat gezeigt, daß aus Knospen, die von der Basis der Infloreszenz einer Rübe im zweiten Jahr entstammen, vegetative, mit großen Blättern versehene Laubsprosse hervorgingen, wenn sie auf eine einjährige Rübe aufgepfropft wurden, dagegen Infloreszenzen, wenn sie auf eine schon im zweiten Jahre stehende Unterlage gebracht wurden (Fig. 39). An ihrem natürlichen Orte belassen, würden diese Knospen, ohne in Tätigkeit zu treten, im Herbst zugrunde gegangen sein; durch die Transplantation sind sie zu neuem Wachstum geführt worden, und die Art desselben hing ganz von der Unterlage ab. Hand in Hand mit der Ausgestaltung stand dann auch die Lebensdauer, die im einen Fall (bei der Infloreszenz) ein Jahr, im anderen dagegen zwei Jahre betrug.

Nicht minder interessant sind einige Versuche von LINDEMUTH[211]) mit Kartoffeln. Das Kartoffelreis gedeiht auf Datura besonders gut, doch treiben seine direkt über der Unterlage befindlichen Knospen zu horizontalen Luftstolonen aus. In dieser Stolonenbildung macht sich offenbar der Trieb der Pflanze geltend, Reservestoffbehälter auszubilden, die an der Datura-Unterlage nicht entstehen können. Die Datura-Unterlage fördert nun aber, vermutlich durch ihre starke Wurzeltätigkeit, lebhaft das vegetative Wachsen, und infolgedessen werden die Stolonen nicht zu Knollen, sondern zu Laubsprossen. Wird aber das Reis auf eine Unterlage transplantiert, die ihm, wie z. B. Capsicum annuum, ein nur schlechtes Wachstum ermöglicht, so werden dieselben Knospen, von denen eben die Rede war, ohne Stolonenbildung sofort zu Knollen.

Chimären. Schon lange hat man sich die Frage vorgelegt, ob Bastarde nur durch Vereinigung von Sexualzellen zweier Sippen entstehen können, oder auch durch gegenseitige Beeinflussung zweier vegetativer Zellen dieser Sippen. Insbesondere dachte man stets an die Möglichkeit, solche Bastarde durch Pfropfung einer Spezies auf eine andere herzustellen, und man gab deshalb diesen Bastarden, lange ehe Sicherheit über ihre Existenz oder Nichtexistenz herrschte, den Namen Pfropfbastarde oder Pfropfhybride. — Daß im allgemeinen bei einer Pfropfung die spezifischen Eigenschaften weder im Pfropfreis noch in der Unterlage geändert werden, wurde schon S. 88 betont. Trotzdem sind, wie H. WINKLER[215]) gezeigt hat, Mittelbildungen zwischen zwei Spezies unter bestimmten Bedingungen wohl erzielbar, und diese kann man zweifellos immer noch Pfropfhybriden nennen, wenn sie auch, wie wir sehen werden, in ihrem Wesen weit von echten Bastarden entfernt sind.

WINKLER ging in folgender Weise vor: Ein Keimstengel einer Tomate wurde aller Achselknospen beraubt und dekapitiert. Seinem Ende wurde dann durch Keilpfropfung ein Sproß des gewöhnlichen Nachtschattens einverleibt. Nachdem die Verwachsung eine recht feste geworden, d. h. nach einigen Tagen, wurde von neuem dekapitiert,

215) HANS WINKLER 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 568; 1908 ebenda **26a** 595; 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 315; 1910 ebenda **2** 1; 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 110; 1911 Verh. Gesellsch. d. Naturforscher.

und zwar dieses Mal quer durch die Verwachsungsstelle, so daß die Querwunde eine zentrale Partie aus dem Gewebe des Reises, zwei seitliche aus Unterlagengewebe aufwies. Ebensogut konnte übrigens der Versuch auch umgekehrt ausgeführt werden, d. h. so, daß der Nachtschatten als Unterlage und die Tomate als Pfropfreis diente. An jeder Querwunde dieser Solaneen pflegen nun zahlreiche Adventivsprosse aufzutreten. Das geschah auch an den gepfropften Pflanzen nach der Dekapitation. Wenn dann diese Adventivsprosse ausschließlich an den Verwachsungsstellen der zweierlei Gewebe zur Ausbildung gelangen durften, so war am ersten die Entstehung des gesuchten Pfropfbastards zu erwarten. Nach dreijährigen Versuchen, in denen Hunderte solcher Pfropfungen hergestellt waren, erhielt Winkler unter vielen Tausenden von Adventivsprossen zwar nicht den gesuchten „Pfropfhybriden", aber doch eine merkwürdige und bis dahin unbekannte Verbindung der beiden Pfropfsymbionten. Es trat nämlich ein Sproß auf, der aus zwei verschiedenen Längshälften bestand, deren eine sich als Tomate, die andere als Nachtschatten erwies. Der Sproß bewurzelte sich nach Ablösung von der Entstehungsstelle und ergab eine große Pflanze, die den geschilderten Charakter beibehielt. Dabei fiel die Grenze zwischen den beiden Spezies oft mitten in ein Blatt, einen Seitensproß, eine Blüte etc., so daß neben normalen Blättern und Sprossen des Nachtschattens oder der Tomate auch Blätter, Blüten, Früchte auftraten, die etwa in ihrer einen Längshälfte Tomaten-, in der anderen Nachtschattencharakter besaßen. Winkler gab diesem Pfropfsymbionten den Namen „Chimäre". Seine Entstehung ist kaum zweifelhaft. Die Adventivsprosse gehen aus mehreren Zellen hervor. An der Verwachsungsstelle der Symbionten können also Zellen der beiden Spezies sich zu einem Adventivsproß vereinigen. Merkwürdig ist nur, daß diese Hälften zu einem einheitlichen Wachstum gelangen.

Bei der Fortsetzung seiner Versuche mit der gleichen Methode gelang es aber Winkler dann in der Folge (1908) auch Gebilde zu erhalten, die so aussahen, als ob sie Bastarde von Tomate und Nachtschatten wären, die also wirkliche Mittelbildungen zwischen beiden Spezies darstellten. Solche Formen wurden mehrere (sechs bis acht) erzielt, die erste erhielt den Namen Solanum tubingense. Ein Blick auf die Fig. 40 zeigt, daß hier z. B. im Blatt wirkliche Mittelbildungen zwischen den Eltern vorliegen; solche finden sich auch in anderen Organen, z. B. den Blüten. Immerhin steht Solanum tubingense im ganzen dem Nachschatten näher als der Tomate, während ein zweiter solcher Pfropfbastard, der den Namen S. proteus erhielt, mehr der Tomate sich nähert.

Nachdem so auf experimentellem Wege gezeigt war, daß es wirkliche Pfropfhybriden gibt, gelang es unschwer, solche auch anderwärts zu erzeugen, z. B. durch Vereinigung von Solanum Lycopersicum und Melongaena oder von Populus canadensis mit Populus trichocarpa [216]). Auch war jetzt klar, daß gewisse andere Pflanzen, die in unseren Gärten kultiviert werden, ebenfalls Pfropfhybriden sind. Vermutet hatte man das schon lange, aber beweisen konnte man es nicht, weil eben die Herstellung solcher Pfropfhybriden nicht gelungen war. Die wichtigsten sind Cytisus Adami und Crataegomespilus [217]).

216) Lit. bei Buder 1915 Naturwissenschaften.
217) Weitere Pfropfhybride bei Buder 1915 Naturwissenschaften.

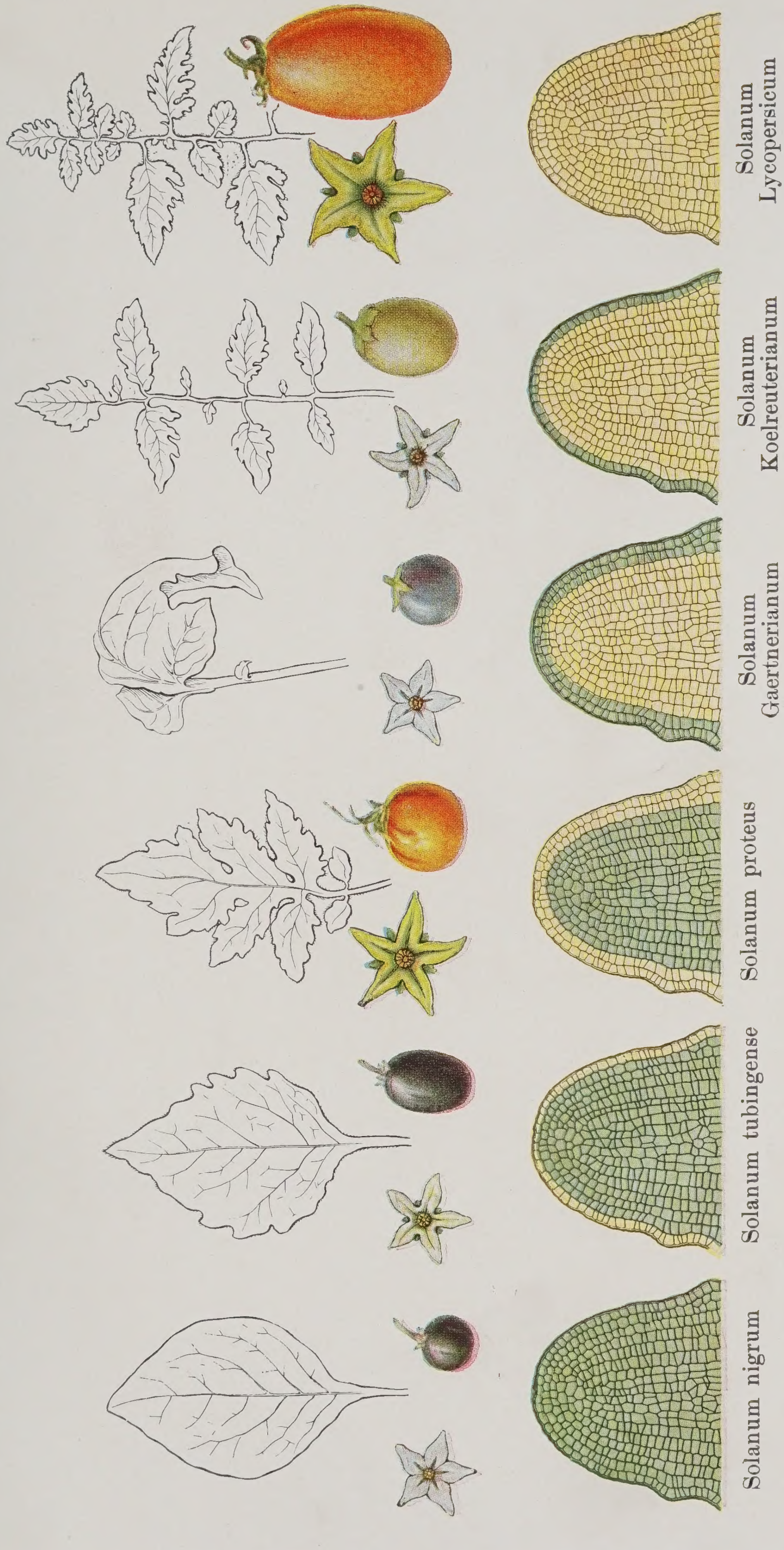


Fig. 40. Pfropfchimären zwischen Solanum nigrum und Solanum Lycopersicum. Nebst deren Eltern. Original von H. WINKLER. Dargestellt ist jeweils ein Blatt, eine Blüte und eine Frucht sowie ein Schema des Vegetationspunktes. In letzterem sind die von Solanum nigrum stammenden Schichten grün, die von der Tomate herrührenden gelb gehalten.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena.**

Cytisus Adami[218]) ist ein Pfropfbastard zwischen Cytisus Laburnum und Cytisus purpureus. Vor allem die Blüten stellen durch ihre Fleischfarbe Mittelbildungen zwischen den gelben Laburnum- und den roten purpureus-Blüten dar. Nach Angabe seines Entdeckers, des Gärtners ADAM, ist er 1826 an der Verwachsungsstelle einer Propfung von C. purpureus auf Laburnum als Adventivsproß entstanden. Da wir jetzt wissen, daß bei den Solaneen, die leicht solche Adventivsprosse bilden, unter Tausenden von diesen nur ganz wenig Pfropfbastarde auftreten, so verstehen wir, daß eine zweite Erzeugung des Cytisus Adami trotz vieler Bemühungen bisher nicht gelungen ist. Es treten hier nur selten Adventivsprosse auf, die Bildung der Pflanze geschah also durch einen ganz besonders glücklichen Zufall. — Vor ungefähr 20 Jahren wurden dann in einem Garten zu Bronveaux bei Metz in der Nähe einer 100-jährigen Pfropfstelle einer Mispel auf Weißdorn Adventivsprosse entdeckt, die sich als Mittelbildungen zwischen Crataegus und Mespilus ergaben und den Namen Crataegomespilus erhielten[219]). Sie konnten isoliert und vegetativ vermehrt werden. Es traten hier gleich drei verschiedene Formen auf, was ja freilich nach den Erfahrungen an Solanum nicht mehr so merkwürdig ist.

Viel auffallender ist es, daß an diesen Crataegomespili nicht selten Rückschläge zu den Eltern auftreten, derart, daß einzelne Zweige ganz den Charakter der Mispel oder des Weißdorns annehmen und dann auch konstant beibehalten. Solche Rückschläge sind aber auch bei Cytisus Adami schon lange bekannt und treten (besonders die zu Laburnum führenden) in unseren Gärten häufig auf. Nicht selten in der Weise, daß nicht der ganze Sproß zurückschlägt, sondern nur seine eine Längshälfte oder sonst ein Längsteil. So kommen Bildungen zustande, die ganz an WINKLERS Chimären erinnern. — Auch an den WINKLERschen Pfropfbastarden sind Rückschläge zu den Eltern nicht selten.

Wenn auch solche Rückschläge zu den Eltern, die auf vegetativem Wege entstehen, bei sexuell erzeugten Bastarden nicht ausgeschlossen sind[220]), so treten sie doch zweifellos nicht in der Häufigkeit auf, wie bei den Pfropfhybriden. Das weist schon darauf hin, daß die letzteren in anderer Weise entstehen wie sexuelle Bastarde. In der Tat entstehen die Pfropfhybriden **nicht** durch die **Verschmelzung** zweier vegetativer Zellen, sondern dadurch, daß im Vegetationspunkt des Adventivsprosses die zentralen Partien (Plerom und Teile des Periblems) von der einen Spezies, die peripheren Schichten aber (Dermatogen und eventuell noch Periblemlagen) von der anderen Spezies gebildet werden. Es handelt sich also auch hier um Chimären, deren Komponenten aber nicht der Länge nach verwachsen, sondern derart verbunden sind, daß die eine den

218) Ueber Cytisus Adami: A. BRAUN 1849 Ersch. d. Verjüngung in der Natur. Freiburg. BEIJERINCK 1901 Bot. Ztg. **59** 113; 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 137. DARWIN 1861 Das Variieren d. Pflanzen u. Tiere. Deutsch von CRAUS. BUDER 1911 Zeitschr. f. Abstammungslehre **5** 209. JANSSONIUS 1911 Anat. Bau v. Cytisus Adami. Rec. tr. néerl. **8** 333; zit. nach Zeitschr. f. Bot. **4** 537. Abbildung im „Lehrbuch d. Bot. f. Hochschulen“ 16. Aufl. Fig. 266.

219) Ueber Crataegomespilus: KOEHNE 1901 Gartenflora **50** 628. NOLL 1905 Sitzungsber. Niederrh. Ges. Abbildung bei BAUR 1911 Einf. in die Vererbungslehre Taf. 8. MEYER 1915 Zeitschr. f. ind. Abstammungslehre.

220) STRASBURGER Jahrb. wiss. Bot. **45** 552.

Kern, die andere den Mantel, die Umhüllung abgibt. Man nennt sie Periklinalchimären.

Diese Deutung der Pfropfbastarde als Periklinalchimären hat zuerst BAUR[221]) ausgesprochen; WINKLER hat sie dann bewiesen. BAUR kam auf diese Deutung durch Beobachtungen an Pelargonien, deren Vegetationspunkt folgenden Bau besitzen soll: in zwei äußeren völlig weißen Hautschichten steckt ein mit Chloroplasten versehener Kern.

Den Beweis, daß die Pfropfhybriden den gleichen Bau haben wie er bei diesen Pelargonienchimären angenommen wurde, hat WINKLER auf cytologischem Wege geliefert. Da die Zellkerne der beiden Mutterpflanzen bei Nachtschatten und Tomate eine verschiedene Zahl von Chromosomen führen, so kann man im Moment der Teilung von jeder Zelle sagen, zu welcher von den beiden Spezies sie gehört. So gelang es denn WINKLER, festzustellen, daß Solanum tubingense die Epidermis der Tomate, das Innere vom Nachtschatten hat, während Solanum Koelreuterianum sich gerade umgekehrt verhält. Solanum proteus hat die zwei äußeren Lagen von der Tomate, Solanum Gaertnerianum wahrscheinlich dieselben Schichten vom Nachtschatten (vgl. Fig. 40). Die anatomische Untersuchung der Crataegomespili und des Cytisus Adami hat zu dem Resultat geführt, daß auch diese Pfropfhybride Periklinalchimären sind. Cytisus Adami hat die Epidermis von purpureus, alles übrige von Cytisus Laburnum, von den Crataegomespili hat die weißdornähnliche Form (Asnieresi) einen einschichtigen Mantel der Mispel, die mispelähnliche (Dardari) zwei periphere Mispelschichten über dem Crataegus-Kern. Die dritte Form (Jouini) ist nicht näher untersucht. Es ergab sich, daß der anatomische Bau der einzelnen Periklinalkomponenten durch die Symbiose nicht verändert wird, daß also z. B. bei Cytisus Adami die Farbstoffe, Gerbstoffe, Enzyme streng an die arteigenen Zellen gebunden sind, obwohl diese durch Plasmodesmen verbunden sind. Um so auffallender und deshalb noch erklärungsbedürftig ist die Tatsache, daß morphologisch z. B. in der Blattform der Pfropfbastarde Mittelbildungen zwischen den Eltern auftreten.

Die Untersuchungen von KONRAD NOACK[222]) haben gezeigt, daß bei den weißrandigen Pelargonien die Verhältnisse nicht so einfach liegen, wie BAUR gedacht hatte. Vielmehr hat sich ergeben, daß das Blatt in seiner Hauptmasse aus der hypodermalen Schicht des Vegetationspunktes entsteht, die natürlich von der Epidermis überzogen wird. Wenn später diese hypodermale Lage vierschichtig wird und zwei grüne innere, sowie zwei weiße äußere Schichten aufweist, so ist klar, daß alle diese Zellen gemeinsamen Ursprungs sind und erst spät — nicht etwa schon bei ihrer Entstehung durch Teilung — die Differenzierung in grüne und weiße erfahren.

Das könnte zunächst für die Pfropfchimären gleichgültig sein, wenn nicht NOACK gezeigt hätte, daß auch bei solchen im Blatt die gleichen Verhältnisse vorliegen. Formen, bei denen nur eine fremde Epidermis auf einheitlichem Kerngewebe sitzt, bieten nach wie vor keine Schwierigkeiten. Da aber, wo auch die hypodermale Schicht von dem anderen Symbionten abstammt, ist das ganze Blatt keine Chimäre mehr, sondern einheitlich, aus Zellen der gleichen Spezies

---

221) BAUR 1909 Ber. Bot. Ges. **27** 603. 1910 Biol. Cbl. **30** 497.
222) KONRAD L. NOAK 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 459.

aufgebaut. Und doch zeigen gerade solche Blätter morphologische Mittelbildungen zwischen den beiden Arten. Hier müssen neue Untersuchungen einsetzen.

8. Modifikationen.

Aus all den Erfahrungen, die wir über den Einfluß der Temperatur, des Lichts, mechanischer und chemischer Faktoren, sowie endlich anderer Organismen auf die Pflanze gemacht haben, ist klar, daß die Gestalt der Pflanze weitgehend von der Außenwelt beeinflußt wird. Bestimmte Eigenschaften treten also nur bei ganz bestimmten Außenbedingungen auf, und umgekehrt, wenn wir zwei der Abkunft nach ganz gleiche Samen unter verschiedenen Außenbedingungen kultivieren, so entwickeln sie sich zu zwei recht verschiedenen Pflanzen. Desgleichen wenn wir eine perennierende Pflanze in zwei Stücke schneiden, und diese Stücke recht verschiedenen Außeneinflüssen aussetzen, so werden sie ebenfalls nach kurzer Zeit weitgehende Differenzen aufweisen. Wir sind gewöhnt, diejenige Form einer Spezies, die uns bei gewissen, in der Natur gewöhnlich auftretenden Kombinationen äußerer Einflüsse begegnet, als die normale Form anzusehen. Es ist aber zu bedenken, daß auch alle anderen Formen mit derselben Notwendigkeit unter anderen Bedingungen auftreten und deshalb für diese Bedingungen ebenso „normal" sind, wie die sog. normale Form für ihre Bedingungen. Jede Entwicklung ist nur möglich, wenn eine ganze Fülle von äußeren Faktoren eintrifft; diese sind alle miteinander notwendige Bedingungen für die Entwicklung. Manchmal aber sehen wir, daß das Hinzutreten eines neuen Faktors, oder die Veränderung eines schon einwirkenden, bei Gleichbleiben aller anderen zu einem besonderen morphogenen Erfolg führt. Dann kann man mit Sachs von „Photo"-, „Bary"-, „Chemomorphosen" sprechen. Mit einer solchen Bezeichnung soll ja nur die besondere Bedeutung des einen Faktors hervorgehoben werden, und durchaus nicht gesagt sein, daß er allein für die betr. Entwicklung verantwortlich sei. In vielen Fällen, so ganz besonders in der Natur, sehen wir morphogene Erfolge nicht in dieser Weise von einem Faktor ausgehen, sondern bedingt durch eine quantitative Veränderung vieler Faktoren, namentlich z. B. durch Konzentrationsverhältnisse der Nährstoffe[223]). Es ist aber nicht einzusehen, weshalb nur solche quantitativen Aenderungen eine Rolle in der Entwicklung spielen sollen, wie Klebs behauptet.

Die durch Außenfaktoren bedingten Veränderungen einer Spezies gegenüber ihrer typischen Gestalt werden nun als Modifikationen bezeichnet, und wir benutzen diese Bezeichnung, ganz gleichgültig, ob die eintretende Abänderung eine nützliche ist, als sog. „Anpassung" betrachtet werden kann, oder ob sie für die Pflanze gänzlich bedeutungslos ist. Wenn es nun möglich wäre, eine Anzahl von Individuen unter ganz gleichen Bedingungen zu kultivieren, so müßten diese auch ganz gleich aussehen. Das ist aber unmöglich. Selbst bei größter Sorgfalt in der Versuchsanstellung läßt es sich nicht vermeiden, daß die eine Pflanze mehr Licht, mehr Nährsalze,

223) Klebs 1906 Abh. nat. Ges. Halle **25** 105.

224) Klebs 1917 Sitzungsber. Heidelb. Akad. 3 Abh. (Entw. Farnproth. II S. 116).

mehr Feuchtigkeit erhält als die andere, und aus diesem Grunde muß die Progenies auch der reinsten und engbegrenztesten Art eine recht bunte Mannigfaltigkeit aufweisen, aus einem Gemisch von verschiedenen Modifikationen bestehen.

Wenn wir uns nun zu der Betrachtung der Gesetzmäßigkeiten wenden, denen diese Modifikationen durch die Verschiedenheiten der Außenbedingungen unterliegen, so wollen wir uns eng an die Darstellung Baur's[225]) halten, weil diese uns besonders einfach und klar erscheint. — Wir betrachten die Größenverhältnisse einer gekauften Portion von Samen der Bohne (Phaseolus multiflorus). Es zeigt sich, daß die kleinsten zwischen 17 und 18, die größten zwischen 32 und 33 mm lang sind. Stellen wir die ganze Reihe der Messungen zusammen, so erhalten wir folgende Uebersicht der 558 Samen:

mm:	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Länge	3	7	21	23	53	69	85	75	72	56	39	25	21	4	4	1	

Die größten und die kleinsten Bohnen, die Extreme, sind also am seltensten; je mehr wir uns dem Mittelwert nähern, desto zahlreicher werden die Vertreter dieser Klassen. Woher kommt das? Wir werden annehmen dürfen, daß die Größe der Samen in erster Linie von der Ernährung abhängig ist, vor allem von der Zufuhr organischer Baustoffe. Diese ihrerseits hängt aber wieder von sehr verschiedenen Umständen ab, z. B. von der Zahl der Samen, die sich in einer Hülse entwickeln, von der Zahl der Hülsen am Zweig, von der Zahl der ernährenden Blätter, sowie von deren Größe, endlich von den Belichtungsverhältnissen. Im Interesse der Einfachheit der Darstellung wollen wir uns auf die Betrachtung dieser fünf Faktoren beschränken — es ist ja einleuchtend, daß ihre Zahl mit Leichtigkeit beträchtlich vermehrt werden könnte — und wollen die ebenfalls sehr vereinfachende Annahme machen, daß jeder dieser Faktoren nur in zwei Abstufungen vorkomme, von denen die eine eine Förderung der Samengröße, die andere eine Verkleinerung derselben herbeiführe. Auch über das Ausmaß der Vergrößerung und Verkleinerung wollen wir eine ganz bestimmte Annahme machen. Jeder Faktor soll in der fördernden Abstufung eine Vergrößerung um 0,1 mm, in der hemmenden eine Verkleinerung um 0,1 mm der Samen bewirken.

Jede Bohne wird sich nun unter ganz bestimmten Bedingungen entwickeln, die wir in sehr einfacher Weise bezeichnen können, wenn wir die oben aufgeführten fünf Faktoren mit Ziffern I—V bezeichnen und durch ein zugesetztes + oder — andeuten, in welcher Abstufung der Faktor wirkt. + I, — II, + III, + IV, — V würde also z. B. bedeuten, daß wenig Samen in der Hülse sind, daß aber viele Hülsen am Tragzweig sich befinden, daß ferner viele und große Blätter die Ernährung der Samen besorgen, daß aber die Beleuchtung schlecht ist. Derartige Kombinationen von Faktoren (Bedingungskonstellationen) sind nun aber 32 möglich, und jede von ihnen hat die gleiche Wahrscheinlichkeit. Wenn also eine große Anzahl von Bohnen untersucht wird, dann dürfen wir erwarten, daß jeweils $^1/_{32}$ von ihnen unter einer Bedingungskonstellation erwachsen sein wird. Wir wollen diese 32 Kombinationen nun zusammenstellen und ausrechnen, welcher Wert der Vergrößerung oder Verkleinerung der Samen sich bei jeder ergibt.

225) Baur 1919 Einführung in die exp. Vererbungslehre 3. Aufl. Berlin.

Kombinationen	Wert	Kombinationen	Wert	Kombinationen	Wert	Kombinationen	Wert
I II III IV V		I II III IV V		I II III IV V		I II III IV V	
+ + + + +	+ 5	+ — — + +	+ 1	+ — — — —	— 3	— + — + —	— 1
+ + + + —	+ 3	— — + + +	+ 1	— — — — +	— 3	+ — + — —	— 1
+ + + — +	+ 3	— + + + —	+ 1	— — — + —	— 3	+ — + + —	+ 1
+ + — + +	+ 3	+ + — — —	— 1	— — + — —	— 3	— + + — +	+ 1
+ — + + +	+ 3	+ — — — +	— 1	— + — — —	— 3	+ + + —	+ 1
— + + + +	+ 3	— — — + +	— 1	— — — — —	— 5	+ — + — -	— 1
+ + + — —	+ 1	— — + + —	— 1	+ + — + —	+ 1	— + — — +	— 1
+ + — — +	+ 1	— + + — —	— 1	+ — + — +	+ 1	+ — — + —	— 1

Man erhält also Kombinationen mit dem Wert + 5 = Vergr. um 0,5 mm 1mal
„ „ „ „ „ „ „ + 3 = „ „ 0,3 „ 5mal
„ „ „ „ „ „ „ + 1 = „ „ 0,1 „ 10mal
„ „ „ „ „ „ „ — 1 = Verkl. „ 0,1 „ 10mal
„ „ „ „ „ „ „ — 3 = „ „ 0,3 „ 5mal
„ „ „ „ „ „ „ — 5 = „ „ 0,5 „ 1mal

Dieses Ergebnis kann auch in Form einer Kurve dargestellt werden, die ungefähr so aussieht wie Fig. 41. Es sind also die extrem günstigen und ebenso die extrem ungünstigen Konstellationen nur je einmal eingetreten, dagegen solche, in denen sich günstige und ungünstige Einflüsse die Wage halten (+ 1, — 1), je 10mal.

Wenn man eine ähnliche Rechnung für sechs oder mehr Faktoren durchführt, dann erhält man Zahlenreihen wie:

1 6 15 20 15 6 1
1 7 21 35 35 21 7 1

und alle diese Reihen entsprechen Werten des Binoms $(a+b)^n$; die oben ausführlich behandelte dem Werte $(a+b)^5$, die soeben angeführten $(a+b)^6$ und $(a+b)^7$, stets unter der Voraussetzung, daß $a = b$, beide $= 1$ sind.

Kurven, die der Binomialformel folgen, müssen stets dann auftreten, wenn von zwei Möglichkeiten nur eine eintreten kann, und wenn die Wahrscheinlichkeit für beide gleich groß ist. Wenn wir also z. B. mit einer Münze würfeln, deren „Kopfseite" wir als +, deren Wappenseite wir mit — bezeichnen, so werden wir bei je 5 einander folgenden Würfen genau die gleichen 32 Kombinationsmöglichkeiten erhalten, wie oben in dem Beispiel mit den Bohnen. Und wenn wir wie dort die Häufigkeit der Werte + 5 (5mal Kopf), + 3 (4mal Kopf, 1mal Adler) etc. bestimmen, so bekommen wir, wie dort, die Kurve

1 5 10 10 5 1

Man nennt diese Kurve die **Zufallskurve** (Galton-Kurve).

Statistische Untersuchungen, die sich auf quantitative Differenzen der einzelnen Individuen beziehen, die man also durch Messung, Zählung oder Wägung feststellen kann, folgen nun außerordentlich häufig mehr oder weniger genau der theoretischen Zufallskurve. Dafür einige Beispiele aus der Natur sowie von Kulturpflanzen. In diesen Fällen ist freilich nicht immer sicher, daß man es ausschließlich mit Modifikationen zu tun hat; es können sich auch Erfolge innerer Ursachen, Mutationen und Kombinationen (S. 118 u. 123) ihnen zugesellen.

Zahl der Strahlen im Archegonienstand von Marchantia[226]):

Zahl	7	8	9	10	11	12	13	
Frequenz	1	14	**307**	152	44	3	1	Sa. 522

Zahl der Blumenblätter von Linaria spuria[227]):

Zahl	2	3	4	5	6	7	8	9		
Frequenz, aktinomorphe Blüten	1	2	43	810	52	2	1	1	Sa.	912
„ zygomorphe Blüten	—	4	240	**60 250**	169	7	1	—	Sa.	60 671

Zuckergehalt von 40 000 Rüben aus Naarden (Holland)[228]):

Proz. Zucker	12	12½	13	13½	14	14½	15	15½
Frequenz	340	635	1192	2205	3597	5561	7178	**7829**
Proz. Zucker	16	16½	17	17½	18	18½	19	
Frequenz	6925	4458	2233	692	133	14	5	

Die zuletzt angeführten Zahlen sind in Fig. 41 auch in Form einer Kurve dargestellt.

Wenn auch diese Form der Kurve sehr häufig auftritt, so fehlt es doch nicht an anderen Modifikationskurven. So kann z. B. ein Merkmal nur nach einer Richtung hin variieren, so daß sogenannte halbe Galton-Kurven auftreten, oder es kann auch eine Kurve mit zwei oder mehreren Gipfeln auftreten. Die letztere Erscheinung wird in der Regel darin begründte sein, daß das Untersuchungsmaterial kein einheitliches war, daß also z. B. zwei Formen gemischt waren, die in ihrem Mittelwerte zwar verschieden sind, die aber in ihren selteneren Werten ineinander greifen (transgressive Kurven). Daraus darf man aber nicht schließen, daß eine eingipfelige Variationskurve ein Zeichen für Einheitlichkeit des Materials sei; denn tatsächlich kann ein Gemisch vieler Formen eine eingipfelige Galton-Kurve liefern (Fig. 42).

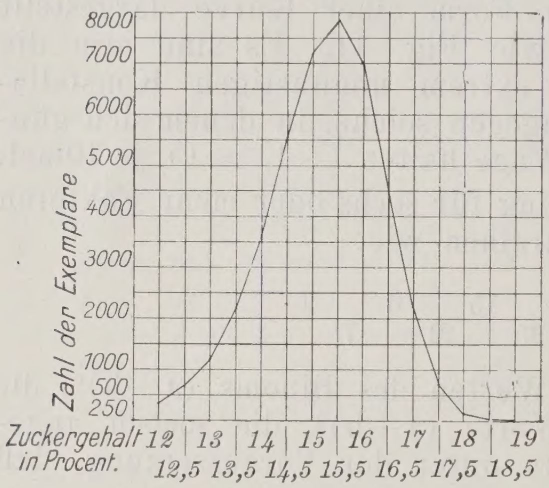


Fig. 41. Zuckergehalt von 40000 Rüben graphisch dargestellt. Nach de Vries, Mutationstheorie I.

Die halben Galton-Kurven müssen in folgender Weise erklärt werden. Der regelmäßige Verlauf der typischen Zufallskurve hängt damit zusammen, daß die variabelen Außenbedingungen selbst der Zufallskurve folgen und gesetzmäßig um einen Mittelwert schwanken; dieser Verlauf tritt aber nur dann ein, wenn die Pflanze genau proportional zu den Konstellationswerten der Außenbedingungen reagiert. Stellen wir uns vor, daß bei Erreichung einer gewissen Größe oder Zahl der Maximalwert erreicht ist, so wird dieser eben auch durch weitere fördernde Einflüsse nicht überschritten werden können. Und wenn dann dieser Maximalwert schon bei dem mittleren Ausmaß der Außenbedingungen erzielt ist, dann kann in der Natur dieses Merkmal nur in einer Richtung vom Mittelwert aus variieren. Es entstehen halbe Galton-Kurven. Für den umgekehrten Fall, in dem das Minimum eines Merkmals schon durch den Mittelwert der Außenfaktoren erreicht wird, geben wir ein Beispiel:

226) Ludwig 1900 Bot. Cbl. Beih. **9** 89.
227) Voechting 1898 Jahrb. wiss. Bot. **31** 391.
228) de Vries 1901 Die Mutationstheorie S. 74. Leipzig.

Caltha palustris [nach BAUR[225])]:

Anzahl der Kronblätter	4	5	6	7	8	9	10
Anzahl der Blüten	0	233	45	6	4	3	0

Durch Zunahme der fördernden Alternativen kann hier also wohl eine Zunahme der Kronblätterzahl erfolgen, durch Zunahme der hemmenden tritt aber keine Verminderung unter die 5-Zahl ein.

Die Ursache dafür, daß die Merkmale einer Art unter scheinbar gleichen äußeren Umständen dennoch um einen Mittelwert schwanken, liegt also zweifellos darin, daß eben tatsächlich doch selbst bei sorgfältigster Kultur Ungleichheiten in den Wachstumsbedingungen („Ernährung" im weitesten Sinn des Wortes) eintreten müssen. Es läßt sich nicht vermeiden, daß die eine Pflanze mehr Wasser, mehr Aschenbestandteile aus dem Boden aufnimmt, mehr Licht erhält als die andere. Auch werden die gleichen Organe eines Pflanzenstockes bei verschiedener Stellung an der Achse ungleich ernährt; der verschiedene Zustrom von Nahrungsstoffen zu einem endständigen Organ und zu den gleichartigen seitenständigen läßt sich z. B. leicht nachweisen. Die seitenständigen Infloreszenzen der Sonnenblume werden erheblich größer, wenn man die endständige entfernt, und ähnliche Beispiele ließen sich in großer Zahl anführen.

Es liegt nun aber keinerlei Grund vor, die statistisch nachweisbaren, in der Natur zu beobachtenden Modifikationen in quantitativen Merkmalen für irgendwie verschieden zu halten von früher studierten, experimentell erzeugten Veränderungen. So wie hier durch die Summe von Faktoren, die wir zusammenfassend Ernährung nannten, so wurden dort durch einzelne Faktoren Modifikationen erzeugt. Da aber im Experiment die äußeren Einflüsse oft sehr stark von ihrem Mittelwerte in der Natur abweichen, so sind auch die experimentell erzielten Veränderungen sehr viel weitgehender als die in der Natur beobachteten; es handelt sich nicht immer um einfache quantitative Abweichungen von der mittleren Form, sondern es kann auch zu qualitativen Aenderungen kommen. Es sei daran erinnert, was für Erfolge durch intensives Licht einerseits und durch völlige Verdunkelung andererseits, durch Kultur auf dem Land oder im Wasser, in trockner Luft oder in feuchter Luft erzielt werden können. Es ist schlechterdings unmöglich, solche Variationen von den statistisch nachgewiesenen, unter scheinbar konstanten Bedingungen auftretenden, abzugrenzen. Demnach gibt also die statistische Methode durchaus kein Bild von dem Variationsvermögen der Pflanze[229]). Erst wenn man eine Spezies unter jeder nur denkbaren Variation äußerer Bedingungen kultiviert hat, kann man einen Einblick in ihre „Variationsbreite" oder in ihren „Abänderungsspielraum" bekommen; statistisch wird nur die Variationsbreite unter gewöhnlichen Bedingungen aufgedeckt. Es gibt höchst wahrscheinlich kein an und für sich unter allen Umständen konstantes Merkmal — eine gegebene Form ist nur unter konstanten Bedingungen konstant[230]).

Es ist ganz selbstverständlich, daß diese Modifikationen nur so lange oder wenig länger dauern, als die betreffenden Bedingungskonstellationen gegeben sind. Und wenn auch eine Modifikation lange Zeit hindurch erhalten geblieben ist, so muß sie doch nach

229) KLEBS 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena.
230) KLEBS 1907 Arch. f. Entw.-Mech. 24 29.

Aufhören der Bedingungen sich ebenso rasch zurückbilden, wie wenn sie nur kurze Zeit hindurch existiert hat. Mit anderen Worten, erblich können die Modifikationen durchaus nicht sein. Wären sie das, träte in der nächsten Generation eine Veränderung, die beim Elter als Modifikation auftrat, von selbst auf, d. h. unter anderen Bedingungen als dort, dann wäre ja die Reaktionsweise der Pflanze verändert, d. h. es wäre eine andere Form von Abänderung eingetreten als die Modifikation. In der Tat haben denn auch viele Erfahrungen gezeigt, daß solche äußere Eindrücke nicht vererbt werden. Klebs hebt hervor, daß Saprolegnia, nachdem sie jahrelang nur vegetativ gewachsen ist, mit der gleichen Leichtigkeit wie ein in typischer Entwicklung gewesenes Exemplar, Fortpflanzungsorgane bildet, sobald die nötigen Bedingungen zur Ausbildung solcher Organe gegeben sind. Entsprechendes gilt für die Hefe, die trotz andauernder vegetativer Vermehrung die Fähigkeit der Sporenproduktion nicht eingebüßt hat. Endlich wären hier die Pflanzen zu nennen, die seit Jahrtausenden in den höchsten Alpen wohnen und dort sehr charakteristische Formeigentümlichkeiten angenommen haben; sie verlieren diese Eigentümlichkeiten, wenn sie in der Ebene kultiviert werden. Umgekehrt nahmen viele der von Bonnier[231]) in die hohen Alpen versetzten Ebenenpflanzen dort den alpinen Habitus an, der aber bei erneuter Aenderung des Standortes wieder erlosch. Die Ausbildung oder Rückbildung einer Modifikation erfordert aber manchmal eine gewisse Zeit.

Es kann also unter Umständen der Erfolg einer Veränderung der Außenfaktoren erst in der nächsten Generation sich geltend machen, während der Vegetationspunkt der Versuchspflanze überhaupt nicht mehr imstande ist zu reagieren. In solchen Fällen spricht man von stabil induzierten Aenderungen. Die Folgeform des Efeusprosses gehört z. B. zu ihnen; sie läßt sich durch Aenderung der Lichtintensität nicht so leicht in die Jugendform zurückführen wie die der Campanula rotundifolia; aber aus Samen gehen stets Pflanzen mit der Jugendform hervor.

Es liegen nun aber doch auch gewisse Erfahrungen der Pflanzenzüchter vor, aus denen man auf eine, wenn auch nur partielle Vererbbarkeit der Modifikationen schließen zu müssen glaubte. Durch sorgfältige Auswahl von Individuen, die ein bestimmtes Merkmal in besonders starkem Grade aufweisen, und bei Verwendung dieser zur Nachzucht kann man bei fortgesetzter Selektion dieses Merkmal steigern. So hat z. B. in der Zuckerrübenindustrie die konsequente Verwendung der von den zuckerreichsten Exemplaren gewonnenen Samen zu einer beträchtlichen Steigerung des mittleren Zuckergehaltes der Rüben geführt: betrug derselbe vor 70 Jahren 7—8 Proz., so ist er heute auf ca. 15 Proz. gestiegen. Und in derselben Weise, durch strenge Selektion, kann man auch bei anderen Pflanzen Rassen erziehen, die sich durch besonders große Blüten oder Früchte, durch Zunahme des Wohlgeschmackes, Zunahme der Fleischigkeit etc. auszeichnen. Allein, soweit wir wissen, entstehen dabei nie neue Eigenschaften, die bestehenden werden nur nach Plus oder auch Minus verschoben. Auch scheint die Grenze des Erreichbaren gewöhnlich in wenigen Generationen (3—5) tatsächlich erreicht zu

231) Bonnier 1895 Ann. sc. nat. (7) **20** 217.

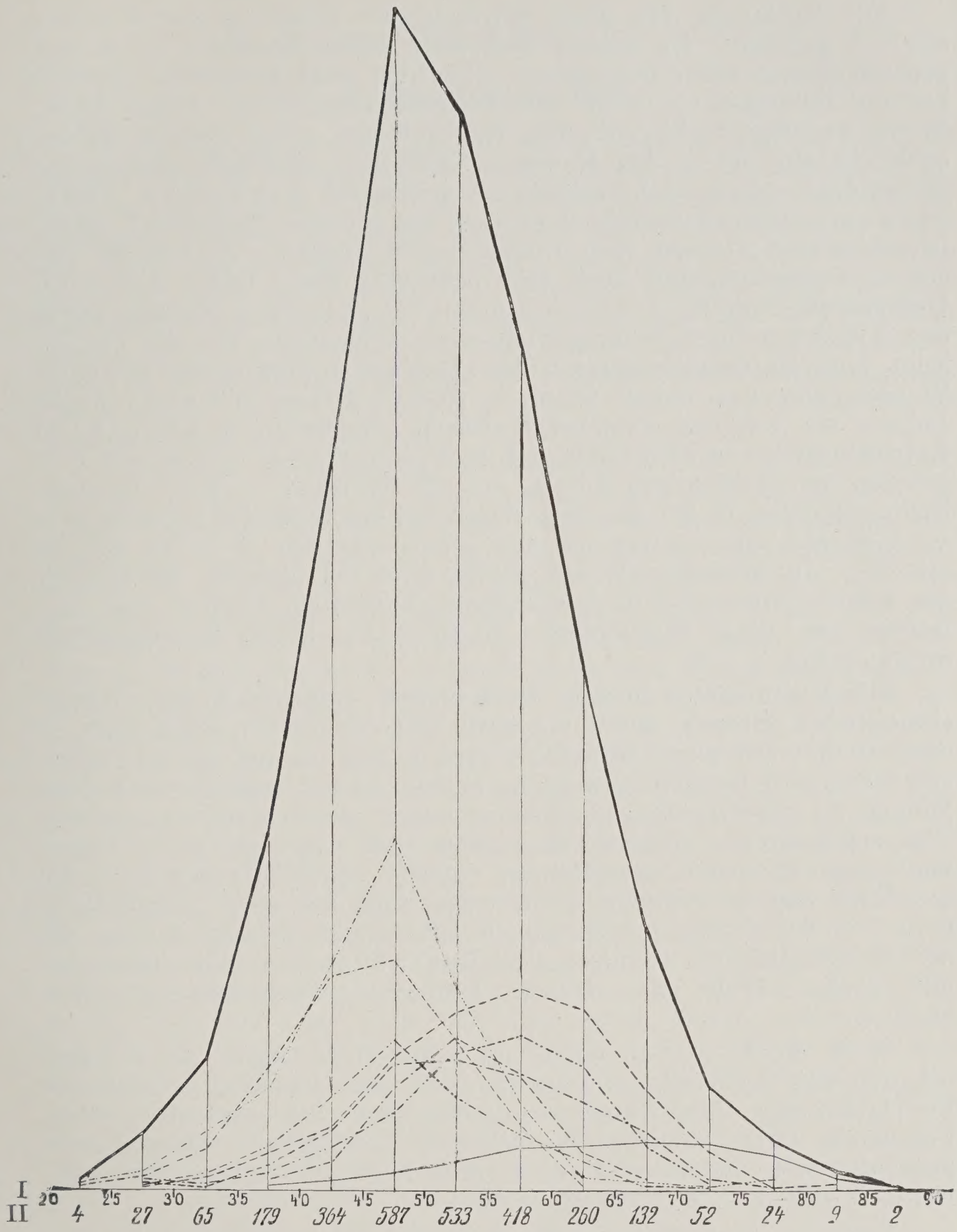


Fig. 42. Gewichtskurven von 8 reinen Bohnenlinien (*A—H*) sowie Kurve des Gesamtmaterials. *I* Die Gewichtsklassen in cg. *II* Anzahl Bohnen (des Gesamtmaterials), die jeweils in eine solche Klasse gehören. ——— Linie *A*; — — — — Linie *B*; —·—· Linie *C*; —··—·· Linie *D*; — — —·— — — Linie *E*; — —·— —·· Linie *F*; —···—··· Linie *G*; — —·— —· Linie *H*. Die ausgezogene Kurve bezieht sich auf das Gesamtmaterial. Nach Johannsen. Aus Baur.

sein, und die fernere Selektion dient nur der Erhaltung des Gewonnenen. Sie ist aber auch dringend nötig, denn mit derselben Schnelligkeit, mit der der Fortschritt erreicht wurde, zerrinnt er wieder; mit dem Aufhören der Selektion ist ebenfalls schon nach wenigen Generationen der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt.

Die Erklärung für diese Wirkung der Selektion hat Johannsen[231]) gegeben. Er zeigte, daß man durch Selektion z. B. der größten Samen einer bestimmten, äußerlich ganz einheitlich erscheinenden Bohnensorte rasch das Durchschnittsgewicht heben kann. Wenn er aber nicht mit den Nachkommen eines ganzen Feldes operierte, für die er den Namen „Population" einführt, sondern die Deszendenz eines sich selbst befruchtenden *einzelnen Individuums* verwendete, erhielt er stets den gleichen Mittelwert, einerlei, ob er von kleinen oder großen Samen ausging. Er schließt aus seinen Versuchen, daß auch eine scheinbar reine Rasse doch noch Unterrassen enthält (Johannsen nennt sie „Linien"), die sich durch den Mittelwert ihres Samengewichtes unterscheiden. Wie die Fig. 42 zeigt, sind die Gewichtskurven der einzelnen Linien transgredierend. Werden nun aus einem Gemisch solcher Linien besonders große Bohnen als Ausgang weiterer Kulturen genommen, so *können* sie Extremformen von kleinsamigen Linien sein, *wahrscheinlich* aber gehören sie großsamigen Linien an. Wird durch 2 oder 3 Generationen hindurch in der gleichen Weise mit der Selektion fortgefahren, so wird also eine *Auslese der großsamigen Linien* erfolgt sein[232]). In ähnlicher Weise dürfte auch bei anderen Selektionen gar keine Isolierung von entstandenen Varianten, sondern eine Isolierung von schon existierenden *Sippen* aus einem Sippengemisch erfolgt sein.

Die Kulturrassen unserer Bohnen usw. sind also keine wirklich einheitlichen Sippen, wenn sie auch auf den ersten Blick noch so einheitlich erscheinen. Nur die reinen Linien können als *elementare Sippen* betrachtet werden; mit ihnen hat man also vor allen Dingen zu experimentieren. Leider lassen sie sich nur bei solchen Pflanzen gewinnen, die Selbstbefruchter sind, was eben für die Bohne und einige andere Kulturpflanzen zutrifft. Alle Pflanzen aber, die der Kreuzung unterworfen sind, wenn auch nur ganz gelegentlich, treten in der Natur nie in reinen Linien auf, sondern stellen ein höchst kompliziertes Gemisch von *Bastarden* dar, aus denen nur mit großer Mühe die reinen Linien herausgezüchtet werden könnten.

Wird die Ernte, die man von zahlreichen Linien einer Bohne erhalten hat, zusammengeworfen, so stellt man künstlich wieder eine Population her. Die Untersuchung der Gewichtsverhältnisse dieser Population (Fig. 42) zeigt die schönste Zufallskurve. Daraus sieht man, daß das Auftreten einer Galton-Kurve in keiner Weise für Reinheit der untersuchten Sippe bürgt.

Somit ist klar, daß aus den Selektionserfahrungen der Züchter durchaus nicht auf eine, wenn auch nur partielle Erblichkeit der Modifikationen geschlossen werden darf.

Von anderen Abänderungen, die von längerem Bestand sind als die Modifikationen, wird später die Rede sein (S. 123).

---

232) Johannsen 1903 Erblichkeit in Populationen und reinen Linien. Jena. 1912 Elemente der exakten Erblichkeitslehre 2. Aufl. Jena.

233) Ganz befriedigend ist diese Erklärung aber noch nicht, weil nicht dargelegt ist, womit der rasche Rückgang beim Aufhören der Selektion zusammenhängt.

B. Innere Ursachen (vgl. S. 35).

9. Korrelationen.

Wenn schon eine Alge, die mit einem Pilze in Symbiose lebt, von maßgebender Bedeutung für die Wachstumsweise des anderen Symbionten werden kann, obwohl doch zwischen beiden kaum andere Beziehungen bestehen können als Austausch gelöster Stoffe, wenn ferner ein Insekt, das als Parasit auf einer Pflanze lebt, eine Gallenbildung veranlaßt, wenn solche fremde Organismen fundamentale Gestaltsänderungen hervorzubringen vermögen, dann wird man es begreiflich finden, daß die einzelnen Organe der Pflanze, die durch Protoplasmafäden zu einem Ganzen vereinigt sind, einander außerordentlich stark beeinflussen. Solche Beziehungen pflanzlicher Organe werden als „Korrelationen des Wachstums“ [234]) bezeichnet.

Die Zellen eines Spirogyrafadens, die alle die gleiche Gestalt und die gleiche Funktion haben, beeinflussen sich anscheinend in ihrem Wachstum gegenseitig nicht, und es ist für das Gedeihen der Einzelzelle wohl ziemlich gleichgültig, ob sie mit den anderen verbunden ist oder nicht. — Wenn aber verschiedene Zellen, oder allgemeiner gesprochen, verschiedene Organe eines Pflanzenkörpers verschiedenen Bau und verschiedene Funktionen haben, dann beeinflussen sie sich notwendig gegenseitig in dem Sinne, daß das Auftreten einer bestimmten Funktion bei einzelnen Organen andere zur Ausbildung anderer Funktionen nötigt, obwohl diese im Prinzip sehr wohl befähigt wären, die gleiche Funktion auszuüben. In der normalen Ontogenese nimmt jedes auftretende Organ eine im voraus bestimmbare Gestalt an, und man könnte leicht glauben, es sei überhaupt nicht imstande, sich anders zu gestalten. Tatsächlich aber kann man viel richtiger sagen, aus jedem Organ, das am Vegetationspunkt entsteht, kann noch sehr vielerlei werden; daß es in die ganz bestimmten Bahnen hineingedrängt, „determiniert“ wird, liegt vor allem an dem Zusammenhang mit den anderen Teilen. Bestände eine solche Regulierung der Entwicklung der Teile nicht, entstände also aus jeder Zelle oder aus jedem Gewebehöcker all das, wozu diese Organe befähigt sind, so wäre die Pflanze eben kein Organismus, sondern eine wilde Masse von belebter Substanz. Die ganze „Harmonie der Entwicklung“ ist überhaupt nur möglich, wenn Korrelationen existieren. Diese an Beispielen kennen zu lernen, wird nun unsere nächste Aufgabe sein; dabei wird sich Gelegenheit geben, eine ganze Reihe von Erscheinungen, die bisher noch nicht genügend beachtet worden sind, zu besprechen.

Restitution. Zum Studium der Korrelation wird es sich in erster Linie empfehlen, Teile von der Pflanze abzutrennen und festzustellen, welche Veränderungen an ihnen oder an dem übrig bleibenden Stumpf vorgehen [235]). Man kann einzelne Zellen oder höhere Einheiten (Stengel, Blätter, Wurzeln — oder Teile von solchen) abtrennen.

---

234) Goebel 1880 Bot. Ztg. 38 753.

235) Goebel Einf. in die exp. Morphologie. L. 1908. Winkler 1913 Handwörterbuch d. Naturw. Bd. 3. „Entwicklungsmechanik“. Ungerer 1919 Die Regulationen der Pflanzen (Roux Vorträge u. Aufsätze 22). L.

Zur Auflösung eines größeren Zellkomplexes in Einzelzellen kann am besten die Plasmolyse dienen. Ihr Erfolg ist ein außerordentlich verschiedener. Während bei manchen Pflanzen die plasmolysierte Zelle stets rasch zugrunde geht, bleibt sie bei anderen, wenigstens unter günstigen Umständen, lange am Leben und zeigt mancherlei Veränderungen. Sehr verbreitet ist die Ausscheidung einer neuen Membran auf der Oberfläche des kontrahierten Protoplasten, viel seltener folgt vor oder nach der Membranbildung auch Wachstum. Die Membranbildung findet sich am häufigsten bei niederen Pflanzen, doch fehlt sie auch den Dikotylen nicht; wir können sie als eine Ersatzbildung für die abgetrennte Zellhaut, somit als einen Restitutionsprozeß, auffassen. Ein Wachstum nach Plasmolyse scheint nur bei Algen vorzukommen[236]). Werden Formen zum Versuch genommen, bei denen alle Zellen embryonal sind, wie etwa Zygnema, so nimmt die neuentstandene Zellwand ein Wachstum auf, ähnlich wie es die alte besessen hat; sie wächst also — von mancherlei Unregelmäßigkeiten abgesehen — in ihrer ganzen Ausdehnung in die Länge. Anders wenn wir Zellfäden verwenden, die[237]) mit apikaler Scheitelzelle wachsen und somit einen gewissen Gegensatz zwischen embryonalen und somatischen Zellen, sowie auch einen Gegensatz von Basis und Spitze aufweisen. Nach Ausbildung der neuen Zellwand um die völlig isolierten Zellen zeigt sich hier zunächst einmal ein Spitzenwachstum an jeder Zellbasis, das zur Ausbildung eines blassen, gewellten „Rhizoids“ führt; erst sehr viel später regt sich auch das apikale Ende, es schwillt an, wird dunkelgrün und entwickelt einen regelrechten gerade wachsenden Ast. Jede Einzelzelle des Algenfadens hat also die Polarität der Gesamtpflanze beibehalten und ist zu einem selbständigen Pflänzchen geworden (Fig. 43).

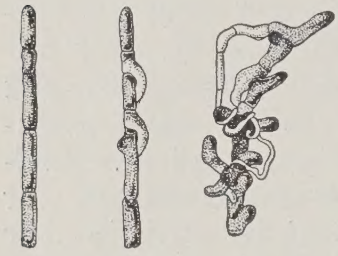


Fig. 43. Cladophora nach Miehe. *1* Normaler Faden. *2* Rhizoidbildung. *3* Fortgang der Regeneration.

Außer der Plasmolyse gibt es auch noch andere Mittel, ein Gewebe in Einzelzellen zu zerlegen. Bei manchen Meeresalgen erfolgt ein Zerfall des Thallus in kleinere Aeste und selbst in Einzelzellen infolge ungünstiger Kulturverhältnisse, und bei Griffithia Schousboei hat Tobler[238]) an so isolierten Einzelzellen ähnliche Restitutionserscheinungen beobachtet, wie wir sie für Cladophora geschildert haben. Auch an isolierten Zellen von Lebermoosen können die Restitutionen polare Differenzierung aufweisen[239]). — Bei höheren Pflanzen sind von Haberlandt[240]) durch Zerzupfen Assimilationszellen isoliert und dann in verschiedenen Nährlösungen kultiviert worden. Es trat aber nur ein geringfügiges Wachstum ein. Winkler[241]) hat in anderer Weise Zellen höherer Pflanzen isoliert und konnte durch Zufügung kleiner Dosen von Giften zur Kultur

236) Klebs 1888 Unters. Tübingen **2** 489. Mann 1906 Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Diss. Leipzig.
237) Miehe 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 257.
238) Tobler 1903 Jahrb. wiss. Bot. **39** 527.
239) Kreh 1909 Nova acta ac. Leop. **40**.
240) Haberlandt 1902 Sitzber. Akad. Wien math.-nat. Kl. **111**.
241) Winkler 1902 Bot. Ztg. **60** II 262. Bobilioff 1916 Beih. Bot. Cbl. **33** I 248.

neben Wachstum auch einige Teilungen beobachten. Zu irgendwelchen Restitutionserscheinungen kommt es aber bei so weit differenzierten Zellen nicht.

Die Isolierung größerer Teile aus dem Verband der Pflanzen geschieht durch Abschneiden, also durch Verwundung. Stets bemerkt man dann in erster Linie das Bestreben der Pflanze, diese Wunden zu heilen. Davon war schon S. 65 die Rede. Erst in zweiter Linie kommt auch noch die Fähigkeit der Pflanze, das verlorene Organ zu ersetzen, zur Beobachtung.

Solche Restitutionen sollen an anderer Stelle (S. 147) ausführlicher besprochen werden, hier genügt es zu erwähnen, daß isolierte Sprosse sehr oft an ihrer Basis Wurzeln zu bilden vermögen, daß isolierte Blätter sich ebenfalls häufig bewurzeln und manchmal auch Knospen entwickeln können, und daß endlich manche Wurzeln ebenfalls imstande sind, durch Knospenbildung zu einem Ganzen zu resultieren. Die Methode der Isolierung enthüllt uns also eine Fülle von Entwicklungsmöglichkeiten, die für gewöhnlich durch Korrelation verdeckt werden.

Funktionshemmung und Funktionsübertragung. Die Restitutionen sind aber nicht die erste und nicht die einzige Folge der Verwundung. Schneidet man ein Blatt ab, so müssen in seinem Blattstiel und dem darunter befindlichen Stengelteil erhebliche Störungen eintreten, da diese Organe jetzt keine Funktion mehr haben. In der Tat zeigt sich als Folge vielfach eine Reaktion, die im Abwerfen des spreitenlosen Stieles, des blattlosen Stengels besteht, wenn nicht rasch eine Restitution eintreten kann. Die Pflanze entledigt sich nutzloser Organe. Wie WINKLER[242]) gefunden hat, genügt es aber bei manchen Pflanzen, eine einzelne Funktion des Blattes, die Transpiration, durch einen am oberen Ende des Blattstieles angebrachten, verdunstenden Gipsblock zu ersetzen, um den sonst rasch abfallenden Blattstiel wochenlang am Leben zu erhalten; bei anderen Pflanzen aber sind zweifellos kompliziertere Beeinflussungen zwischen Blattstiel und Spreite tätig, denn nach KÜSTER[243]) genügt bei Coleus die Gegenwart eines kleinen Stückchens der Spreite, das keine erhebliche Transpiration mehr entfalten kann, um den Stiel zu erhalten. Man muß sich wohl vorstellen, daß zwischen Spreite und Stiel ein Stoffaustausch stattfindet, dessen Störung den Blattstiel zum Abfallen bringt. So wie Blattstiele ohne Spreite, so gehen auch Internodien ohne darüber befindliche Blätter schließlich ein, wenn sie nicht durch die Entfernung der Sproßspitze zu neuer Tätigkeit angeregt werden. Der Blütenstengel von Allium Cepa z. B. wird nach LAKON[244]) keineswegs abgeworfen, wenn er dekapitiert wird; vielmehr ergrünt er, verdickt sich, wird zum Blatt. Wenn an einem mit Viscum album besetzten Zweig der Gipfel eingeht, so übernimmt die Mistelpflanze dessen Rolle und schützt die Basis des Zweiges vor dem Tod, ohne daß hier irgendeine Neubildung einträte[245]).

Auch die Gefäßbündel erfahren in solchen Stengeln, denen man die Blätter nimmt, eine Veränderung; sie werden reduziert und

242) WINKLER 1905 Ann. jard. Buitenzorg (2) **5** 32.
243) KÜSTER 1916 Ber. D. Bot. Ges. **34** 184.
244) LAKON 1913 Flora **105** 241.
245) HEINRICHER 1913 Sitzber. Akad. Wien math.-nat Kl. **122** (I) 1259.

wachsen nicht in die Dicke. Es besteht also eine Beziehung zwischen dem Blatt und der im Stengel verlaufenden Blattspur, die in sehr anschaulicher Weise am Epikotyl von Phaseolus multiflorus studiert werden kann. Entfernt man eines der beiden Primärblätter in früher Jugend und sorgt gleichzeitig für die Entfernung der ganzen Stammspitze (deren Weiterentwicklung den Versuch komplizierter gestalten würde), so sieht man im Epikotyl auf der einen Seite des Querschnittes die Gefäßteile ganz außerordentlich reduziert, während sie auf der unter dem ausgebildeten Blatt liegenden Hälfte normal ausgestaltet werden und auch noch sekundär in die Dicke wachsen[246]). — Der Erfolg dieses Versuches ist ohne Zweifel nicht durch die Verwundung allein[247]) bedingt, sondern durch Aufhebung der Funktionen, speziell wohl des Wachstums des Blattes. Das geht mit Evidenz daraus hervor, daß man die gleiche Stammstruktur auch dann erzielen kann, wenn man das Blatt nicht wegschneidet, sondern nur durch Eingipsen am weiteren Wachstum hindert. Die Entwicklung des Blattes fördert also die Gefäßbildung im Stamm. Ganz ähnlich kann auch eine anomale lokale Förderung des Wachstums durch Gallenbildung zu einer lokalen Vermehrung der Gefäßanschlüsse in der Nachbarschaft der Galle führen[248]).

War in den genannten Fällen die Entfernung eines Pflanzenteiles die Ursache der Funktionsaufhebung und damit der mangelhaften Entwicklung oder des Todes eines anderen Organs, so kann umgekehrt durch die Aufhebung des Zusammenhanges ein Organ, das bisher ruhte, in Entwicklung treten. So sieht man z. B. ganz allgemein die ruhenden Vegetationspunkte, mögen sie nun Achselsprosse tiefer stehender Blätter sein, oder etwa in den Blattkerben eines Bryophyllumblattes angelegt sein, aus ihrer Untätigkeit heraustreten ,wenn die bisher tätigen Vegetationspunkte am Wachsen verhindert werden. Am radikalsten geschieht das durch Exstirpation, doch genügt auch schon ein Eingipsen. Ja, vielfach führt schon die Unterbrechung des funktionellen Zusammenhanges zwischen den tätigen Gipfeln und den ruhenden Organen zum Ziel, z. B. durch Ringelung bis auf den Holzkörper, oder auch durch Abkühlung einer Sproßstrecke[249]). Ganz allgemein kann ein Organ zu neuen Leistungen veranlaßt werden, wenn man ihm neue Funktionen überträgt. Werden die Blätter in dem Maße, als sie sich von der Endknospe abheben, entfernt, so treten vielfach Veränderungen anatomischer Art am Stengel auf, die ihm gestatten, die sonst vom Blatt besorgte Assimilation zu übernehmen. Der Stengel entwickelt mehr Chlorophyll und mehr Spaltöffnungen, und seine Rindenzellen strecken sich nach Art von Palisaden[250]). Dieselbe Struktur, nur noch ausgesprochener, findet sich an Pflanzen mit kleinen oder hinfälligen Blättern (Genista, Sarothamnus) dauernd. Aber nicht nur

246) Jost 1891 Bot. Ztg. **49** 485; 1893 Bot. Ztg. **52** 89.

247) Gewisse Erscheinungen in meinen Versuchen aus den Jahren 1891—93 sind, wie Montemartini hervorhob, zweifellos Folgen der Verwundung, die sich in basaler Richtung weiter erstrecken als apikalwärts, aber im einzelnen noch näher studiert werden müssen. Mit den Bemerkungen von Snell (1911 Ber. Bot. Ges. **29** 461) halte ich die Frage noch nicht für erledigt.

248) Küster 1911 Die Gallen S. 237 Fig. 126.

249) Child Ref. in Cbl. (N. F.) **1** 11 (Amer. Journal of botany 1921 **8** 286).

250) Boirivant 1897 Ann. sc. nat. (8) **6** 307. Braun 1899 Diss. Erlangen.

die Achsen, sondern auch die in Bildung begriffenen Blätter am Vegetationspunkt werden durch Entblätterung beeinflußt. Ganz allgemein wirkt diese auf eine raschere Entfaltung der Endknospen hin, und zwar Entfaltung von Laubblättern. Erfolgt nun die Entblätterung zu einer Zeit, wo gerade Knospenschuppen in Ausbildung waren, so können diese in Laubblätter umgewandelt werden[251]). In entsprechender Weise reagieren Kartoffeln und andere Rhizome auf die Entfernung ihrer Laubsprosse: sie wandeln unterirdische Sprosse in grüne Laubsprosse um.

Im Anschluß an diese Erscheinung sei das Verhältnis zwischen dem Hauptsproß und den Seitensprossen der Fichte erwähnt. Der Hauptsproß ist radiär gebaut und wächst aufrecht, die Seitensprosse sind dorsiventral und wachsen schief aufwärts. Wird nun der Hauptsproß entfernt oder auch nur eingeknickt, so stellt sich einer (oder manchmal mehrere) der höchsten Seitensprosse möglichst senkrecht und wird radiär. Basale Aeste von Fichten, die Gelegenheit haben, sich zu bewurzeln, können ebenfalls orthotrop und radiär werden. Es liegt nahe, anzunehmen, daß die Dorsiventralität so vieler Seitenzweige und seitlich stehender Blüten ebenfalls durch korrelative Einflüsse der Hauptachse bedingt wird.

Aber nicht nur zwischen Hauptsproß und Seitensproß existieren Korrelationen, sondern auch die Seitentriebe untereinander sind durch enge Beziehungen verkettet. Diese äußern sich vor allem darin, daß nur ein Teil der angelegten Knospen austreibt, während viele andere im Ruhezustand verharren oder schließlich absterben. Es genügt — wie eben gesagt — die meistbegünstigten Knospen zu entfernen oder alle Knospen zu isolieren, um zu zeigen, daß jede an sich zum Treiben geeignet ist. — Beim Obstbau werden vielfach künstlich Knospen zum Treiben gebracht, die normal nicht getrieben hätten. Man bedient sich zu dem Zweck nicht nur des „Schnittes", sondern man kann auch Knospen dadurch vor andern fördern, daß man sie in eine andere Lage bringt. Denn die Schwerkraft ist nicht ohne Einfluß auf das Knospentreiben (S. 60). — Es ist früher erwähnt worden, daß unter dem Einfluß von Parasiten Hexenbesenbildung auftreten kann. In diesem Fall treiben also alle angelegten Knospen aus; die Korrelationen, die eine normale, harmonische Entwicklung sichern, sind zerstört. Wir schließen die Betrachtung anderer Funktionsübertragungen hier an. So konnte VOECHTING[252]) durch einen besonderen Kunstgriff erzielen, daß die Knollen der Kartoffel, die sonst bei ihrer Keimung ausgesaugt werden und zugrunde gehen, ein Jahr länger am Leben blieben; noch sicherer konnte er dies bei Oxalis crassicaulis erreichen, einer Pflanze, die in allen wesentlichen Zügen in ihrem Aufbau mit der Kartoffel übereinstimmt. Normalerweise bildet die Knolle bei ihrer unterirdisch erfolgenden Keimung mehrere Laubsprosse aus, die sich an der Basis bewurzeln und nach Erschöpfung der Mutterknolle selbständig werden. Legt man aber die Knolle im Frühjahr nur mit ihrem unteren Ende in den Boden, so bildet sie daselbst Wurzeln aus, während die am oberen Ende entstehenden Laubsprosse wurzellos bleiben. So wird also die Knolle zwischen Sproß und Wurzelsystem eingeschaltet, und sie hat nun

251) GOEBEL 1880 Bot. Ztg. **38** 753.
252) VOECHTING 1887 Bibl. Bot. Heft 4; 1899 Jahrb. wiss. Bot. **34** 1.

nicht nur die bisherige Funktion als Reservestoffbehälter auszuüben, sondern sie dient auch noch der Stoffleitung. Sie bleibt unter diesen Umständen den ganzen Sommer über am Leben und wächst beträchtlich in die Dicke, und sie erzeugt Zellelemente, die ihr sonst fremd sind, die aber dem normalen Stamm zukommen: große Gefäße, Sklerenchym und Holzparenchym. Aehnlich wie hier eine Stammknolle kann man auch einen Blattstiel in das System der Pflanze einführen, wenn man z. B. Begoniablätter mit der Stielbasis in feuchten Sand steckt. Sie treiben dann auf der Blattlamina adventive Sprosse, am unteren Ende des Stieles Wurzeln; dementsprechend bleibt der Blattstiel lange am Leben und einige seiner Gefäßbündel erfahren beträchtliches Dickenwachstum[253]). Einen ähnlichen Erfolg hat früher schon de Vries[254]) an einem Blattstiel von Pelargonium beobachtet, der durch eine anomale Laubknospe zu andauerndem Dickenwachstum angeregt wurde.

In allen diesen Fällen kann man von einer „funktionellen Anpassung“ reden; demnach würde diese im Pflanzenreich außerordentlich verbreitet sein[255]).

Das Wesen der Korrelation. Die Rückführung so zahlreicher und heterogener Erscheinungen auf das Prinzip der Korrelation ist nur ein Anfang zur Erklärung der Ursachen der pflanzlichen Gestalt, und zwar ein bescheidener. Denn wir können zwar Korrelationen konstatieren, aber wir können sie bisher nicht weiter erklären. Die Einflüsse der Teile aufeinander sind durchaus rätselhaft. Wir wollen nicht leugnen, daß gelegentlich einmal ein Organ durch Nährstoffanziehung oder durch Wasseranziehung andere am Wachsen hemmen mag, aber es muß scharf betont werden, daß im großen und ganzen mit derartigen einfachen Annahmen durchaus nicht auszukommen ist. Und doch wird man kaum umhin können, anzunehmen, daß chemische Vorgänge bei der Korrelation eine große Rolle spielen. Welcher Art die wirksamen Körper aber sind und wie sie in der Pflanze entstehen, sich verbreiten und vergehen, das muß ganz dahingestellt bleiben. Hinzuweisen wäre jedoch einerseits auf die Antitoxine, auf Stoffe, die vielfach für eine bestimmte Spezies charakteristisch sind, anderseits auf die Hormone. Von den Hormonen wird an anderer Stelle ausführlicher zu sprechen sein; Andeutungen sind schon S. 84 gemacht. Wenn die Antitoxine auch in erster Linie für die Tiere nachgewiesen sind, so hat doch Heinricher[256]) recht wahrscheinlich gemacht, daß sie auch bei Pflanzen vorkommen. Er ging aus von der Tatsache, daß die Mistel zwar auf Aepfeln sehr häufig, aber auf Birnen nur sehr selten vorkommt. Er macht dann Infektionsversuche: aus 72 Samen, die auf Aepfeln ausgesät worden waren, entstanden 95 erwachsene Pflanzen (der Mistelsame hat mehrere Embryonen), aus 300 Samen, die auf 8 verschiedene Birnensorten gebracht wurden und daselbst 331 Keime erzeugt hatten, entstand nicht eine einzige Pflanze. Die Birne ist also fast ganz immun gegen die Mistel; nur einzelne Sorten werden befallen. In einzelnen Fällen ist die Immunität

253) Kny 1904 Naturw. Wochenschr. (N. F.) **3** 369. Winkler 1907 Jahrb. wiss. Bot. **45** 1.
254) de Vries 1891 Jahrb. wiss. Bot. **22** 35.
255) Gegenteilige Ansicht bei Küster 1916 Pathol. Pflanzenanatomie S. 418.
256) Heinricher 1916 Denkschr. Akad. Wien, math.-nat. Kl. **93** 501.

dadurch bedingt, daß die Keimung der Mistel den Birnzweig so heftig schädigt, daß er abstirbt und die Mistel mit ihm. In anderen Fällen aber (Gellerts Butterbirne, Hardenponts Butterbirne und besonders Bergamotte Crassane) erfolgt das Absterben der Mistel ohne Erkrankung des Wirtes. Hier läge also eine echte Immunität vor, und es scheint fast, als ob solche erworben werden könnte. Bestimmte Sorten, die zuerst unter der Mistelinfektion stark litten, zeigten sich bei einer späteren Infektion als immun. Man wird annehmen müssen, daß hier „Antitoxine" entstanden sind. Aber es ist sehr schwer, sich vorzustellen, wie diese in einem Pflanzenkörper sich verbreiten, deshalb müssen auch noch weitere Bestätigungen der Erfolge Heinrichers abgewartet werden, ehe man die Existenz solcher Antitoxine für gesichert ansieht.

Wenn also auch bezüglich der Antitoxine noch Unsicherheit besteht, so muß doch die Existenz spezifischer Stoffe auch für die Pflanze als sicher gelten[257]). Da liegt es nahe, von der Erforschung derartiger, ihrem Wesen nach noch ganz unbekannter Stoffe auch Aufklärung über die Korrelationen zu erwarten. So gut wie die Spezies Stoffe führt, die für sie charakteristisch sind, wird auch eine Zellart, eine Gewebeart ihre eigenen Stoffe führen können. Man hat eigentlich auch solche stets angenommen, denn man hat schließlich alle Unterschiede im Organismus auf Differenzen im Protoplasma zurückzuführen gesucht. Wenn aber solche Stoffe, wie das die Korrelationen erfordern, aus der Einzelzelle heraustreten und in größerer oder geringerer Entfernung irgendwie wirken, so müssen sie diffusibel sein und können nicht dem eigentlichen Plasma angehören, das wir uns in der Zelle festgebannt vorstellen.

Sehen wir von einer Weiterverfolgung dieser absichtlich allgemein gehaltenen Vorstellungen ab und halten wir uns wieder an die Tatsachen, d. h. an die empirisch konstatierten Korrelationen, so bleibt uns zum Schluß noch hervorzuheben, daß diese zwar vorzugsweise durch experimentell erzeugte Abweichungen vom typischen Entwicklungsmodus der Pflanze — also, wenn man will, durch Mißbildungen — bewiesen werden, daß sie aber zweifellos auch in der normalen Ontogenese eine fundamentale Rolle spielen. Darauf wird später zurückzukommen sein.

10. Die Ursachen der spezifischen Gestaltung.

Wenn man die Pflanze als Ganzes betrachtet — und das ist zunächst wohl die natürlichste Betrachtungsweise — dann sind die Korrelationen innere Ursachen des Geschehens. Wenn man aber die relative Selbständigkeit der Einzelzelle oder der einzelnen Knospe ins Auge faßt, dann sind die Beeinflussungen dieser durch andere Zellen oder andere Vegetationspunkte äußere Ursachen der Gestaltung. Wir schauen uns nun nach anderen Ursachen um, die mit mehr Recht den Namen „innere" Ursachen verdienen. Es ist bekannt, daß die äußeren Faktoren auf ein höchst kompliziertes System, nämlich die Zellen, einwirken, in denen wir Zellhaut, Zellsaft und Protoplasma unterscheiden. Wir wissen, daß die Gestaltung vom Protoplasma ausgeht, daß an dieses die innersten Ursachen der pflanzlichen Gestaltung gekettet sind. Für dieses Protoplasma sind

257) W. Magnus 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 532.

aber Zellsaft und Zellmembran genau so Außenwelt wie für die ganze Zelle die Nachbarzelle, für das Blatt der Stengel oder die Wurzel. Man wird sich aber sagen müssen, daß gewiß viele Außenfaktoren zunächst die Zellhaut und den Zellsaft treffen und diese verändern, und diese Veränderungen ihrerseits werden dann auf das Protoplasma wirken.

Leider aber kennen wir diese inneren Zustände der Zelle nur sehr wenig und fast gar nichts ist uns darüber bekannt, in welcher Weise sie direkt von den Außenfaktoren modifiziert werden. Deshalb ist zurzeit eine zusammenhängende Behandlung dieser Gruppe von inneren Ursachen unmöglich, und das Wenige, was wir wissen, wird an anderer Stelle einzustreuen sein. Aber eines ist klar: diese inneren Ursachen können rein logisch von den eigentlichen inneren Ursachen, die im Protoplasma selbst liegen, getrennt werden. Auf Grund solcher Ueberlegungen könnte man geneigt sein, die schematische Einteilung in innere Ursachen und äußere Ursachen, die wir S. 34 angenommen haben, aufzugeben und Georg Klebs zu folgen, der drei Gruppen von Ursachen unterscheidet, nämlich die äußeren Ursachen, die inneren Bedingungen und die spezifische Struktur. Hören wir ihn selbst[258]): „Die Erfahrung lehrt, daß sämtliche Merkmale einer Art in den Zellen des Vegetationspunktes der Anlage nach vorhanden sind. Sie sind zunächst als Fähigkeiten — oder um mit Driesch zu reden — als „Potenzen" gegeben. Man denkt sie gebunden an ein Substrat von komplizierter chemischer und physikalischer Zusammensetzung." Dieses Substrat mit den durch seinen Bau, die Anordnung seiner Teile gegebenen Potenzen, das für jede Spezies eine konstante Zusammensetzung hat, bezeichnet Klebs als „spezifische Struktur". „Dieser Begriff ist nur ein spezieller Fall des allgemeinen Begriffes der „Substanz", durch den unser Denken das Beharrliche im Fluß der Erscheinungen ausdrückt." Durch die spezifische Struktur bedingte Potenzen findet Klebs genau so wie beim Organismus auch bei leblosen Körpern. So hat der Stoff H_2O die Potenz fest, flüssig oder gasförmig zu erscheinen, gerade wie Sempervivum die Fähigkeit hat, Laubrosetten, Ausläufer oder Blüten zu bilden. Die Potenzen werden erst verwirklicht und für unsere Sinne bemerkbar durch die Wirkung der inneren Bedingungen. Als solche nennt Klebs die Qualität und Quantität der in den Zellen vorhandenen Stoffe, die mannigfachen Formen der auslösend wirkenden Fermente, die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas, Zellsaftes, der Zellwand, später[259]) fügt er noch den osmotischen Druck und das Mengenverhältnis der Stoffe hinzu. Diese inneren Bedingungen sind dem einzelnen Individuum zunächst durch seine Entstehung von einer vorhergegangenen Generation mitgegeben, und sie sind variabel, während die „Potenzen" konstant sind. Sie sind aber im Vergleich zu den rasch wechselnden Außenfaktoren relativ stabil. Besonders wenn Außenbedingungen lange Zeit stationär waren, sind die Innenbedingungen sehr stabil geworden und bleiben noch lange erhalten, wenn die Außenbedingungen schon ganz andere Reaktionen einleiten (vgl. S. 98). Der Besitz einer bestimmten Potenz gibt nun

258) Klebs 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. S. 5.
259) Klebs 1905 Jahrb. wiss. Bot. **42** 293.

bloß die Möglichkeiten der verschiedenen Entwicklung. Eine bestimmte Entwicklung, eine bestimmte Gestalt tritt erst auf, sowie die inneren Bedingungen eindeutig definiert sind. Ihnen soll nach KLEBS stets die Entscheidung zufallen, was von den Potenzen realisiert wird. Die äußeren Faktoren sollen nicht direkt auf die spezifische Struktur einwirken können[260]), sondern immer erst die inneren Bedingungen modifizieren. Die Hauptstütze für diese Annahme ist wohl die Beobachtung, daß sehr verschiedene äußere Einwirkungen schließlich den gleichen formativen Endeffekt haben können. Da nimmt denn KLEBS an, daß stets gleiche innere Bedingungen geschaffen worden seien, die dann ihrerseits die betreffende Potenz zur Entwicklung brachten. Notwendig ist eine solche Annahme indes nicht, vielmehr kann man sich sehr wohl vorstellen, daß äußere Faktoren auch direkt auf die spezifische Struktur Einfluß gewinnen und daß verschiedene äußere Einwirkungen doch den gleichen Effekt auslösen. Bei Maschinen, mit denen man ja den Organismus vielfach verglichen hat, ist das jedenfalls durchaus möglich. — Für die höhere Pflanze ist freilich zuzugeben, daß eine direkte Beeinflussung des bildungsfähigen Protoplasmas kaum je eintreten kann. Weitaus die meisten Faktoren werden nur ältere, mehr oder weniger ausgewachsene Teile direkt treffen, während die Vegetationspunkte erst von diesen aus — also auf dem Wege innerer Bedingungen — beeinflußt werden können.

Bei den Argumentationen KLEBS' vermißt man übrigens den Hinweis darauf, daß die inneren Bedingungen keineswegs bloß Folgen der äußeren Faktoren sind, sondern daß sie auch ganz maßgebend von der „spezifischen Struktur" abhängen. Es genügt ein einziger Hinweis. Bei gleicher Zuckerbildung im Licht kann die eine Pflanze einen zuckerarmen Zellinhalt haben, weil ihre spezifische Struktur auf Stärkebildung hinarbeitet, die andere kann einen großen Zuckerreichtum aufweisen. So aber hängt jede Innenbedingung von der spezifischen Struktur ab.

Von diesem einen Punkt aber abgesehen, sind die KLEBSschen Ideen logisch einwandfrei und durchaus einleuchtend. Wie in der ersten Auflage dieses Buches schon hervorgehoben wurde, ist es aber in der Praxis oft schwer zu sagen, wo die inneren Bedingungen aufhören und die spezifische Struktur anfängt. Beispiele für solche Schwierigkeiten sind später zu besprechen, z. B. beim Problem der Periodizität. Deshalb ist vielfach eine Zergliederung der „inneren Faktoren" (im alten Sinne des Wortes) nicht durchführbar. Was der spezifischen Struktur angehört und was den inneren Bedingungen, kann nur unter ganz bestimmten engbegrenzten Fällen mit Sicherheit gesagt werden, nämlich dann, wenn ein Vererbungsexperiment angestellt werden kann. Von diesem ist jetzt zu reden.

260) KLEBS 1903 (s. 258): „Niemals kann ich die Außenwelt direkt auf die Struktur einwirken lassen."

261) Auf diesem Gebiete sind die Tatsachen seit der ersten Auflage dieses Buches ganz außerordentlich gewachsen. Da aber ausgezeichnete zusammenfassende Darstellungen über diese Fragen existieren (CORRENS 1912 Die neueren Vererbungsgesetze, Berlin; JOHANNSEN 1913 Elemente der exakt. Erblichkeitslehre, 2. Aufl. Jena; E. BAUR 1921 Einführung in die exp. Vererbungslehre, 3. Aufl. Berlin; GOLDSCHMIDT 1920 Einführung in die Vererbungswissenschaft 3. Aufl. Berlin), so können wir uns hier auf das Wichtigste beschränken. Auch bezüglich der Literatur darf wohl auf diese genannten Bücher verwiesen werden.

Vererbung[261]). Es war oben von Modifikationen die Rede. Jede Pflanze reagiert auf bestimmte Außenbedingungen in eindeutiger, gesetzmäßiger Weise; die verschiedenen Arten aber reagieren ganz verschieden. Setzen wir ein Batrachium aquatile aus dem Wasser auf feuchten Boden, so macht es eine Modifikation, die als „Landform“ bekannt ist. Andere Wasserpflanzen aber, z. B. Ceratophyllum, gehen unter den gleichen Umständen zugrunde. Entsprechend würde eine Landform von Polygonum amphibium, ins Wasser gesetzt, eine Wasserform entwickeln, während weitaus die meisten Landpflanzen, weil sie nicht imstande sind, sich „anzupassen“, im Wasser zugrunde gehen. Fragen wir nach den Ursachen der verschiedenen Reaktionen auf gleiche Einflüsse, so treffen wir auf innere Ursachen der pflanzlichen Gestalt, die spezifisch verschieden sind und die es bedingen, daß ein Eichbaum — trotz aller Modifikationsfähigkeit — immer von einer Lilie, ein Bakterium immer von einer Hefe, Bacillus subtilis immer von Bacillus anthracis verschieden ist und bleibt. Diese inneren Ursachen bleiben sich bei allem Wechsel der Erscheinungen durch die Jahrhunderte gleich und sie werden von einer Pflanze auf die nächste Generation übertragen, sie sind erblich. Bei der einfachsten Form der Fortpflanzung, der Zweiteilung einer Zelle, ist es ganz selbstverständlich, daß die beiden Tochterorganismen die gleichen Eigenschaften besitzen, wie sie die Mutterzelle besaß; betrachten wir z. B. die Teilung einer Spirogyrazelle, so sehen wir das Protoplasma, den Zellkern, die Chloroplasten in zwei Hälften zerfallen, die dann wachsen. Würden sie bei diesem Wachstum Eigenschaften annehmen, die in der Mutterzelle nicht vorhanden waren, so wäre das zweifellos viel auffallender und schwerer zu erklären, als wenn jede Hälfte die Eigenschaften des Ganzen hat, wie es tatsächlich zutrifft. Solche Fälle von direkter Uebertragung der Merkmale auf die Tochterzellen werden wir zweckmäßigerweise ganz von den Erscheinungen der eigentlichen Vererbung ausschließen. Wirkliche Vererbung treffen wir demnach nur bei komplizierteren Pflanzen, z. B. schon bei einem Hutpilz oder einem Moos, wo wir einzelne Zellen (Sporen) ausgebildet finden, denen die Befähigung zukommt, bei ihrem Wachstum sich so zu differenzieren, daß die aus ihnen hervorgehende Pflanze in allen Teilen der Elterpflanze gleicht; aber auch wenn eine künstlich aus dem Thallus eines Lebermooses isolierte, gewöhnliche, vegetative Zelle auf dem Wege der Restitution einen neuen Thallus erzeugt, liegt Vererbung vor. Diese Zellen, mögen sie nun Sporen oder vegetative Zellen sein, besitzen ja durchaus noch nicht alle Eigenschaften der Mutterpflanze, sie haben nur dic Befähigung, diese Eigenschaften bei günstigen äußeren Umständen zu entwickeln. Es muß also in diesen Zellen „etwas vorhanden sein, was dafür sorgt, daß sich beim Kind später im Laufe der Entwicklung dasselbe Merkmal zeigt, das bei der Elterpflanze vorhanden war. Dieses ‚Etwas‘ nennen wir eine Anlage oder ein ‚Gen‘ für das Merkmal, und eine solche Anlage muß schon bei der Elterpflanze dafür gesorgt haben, daß bei ihr dieses Merkmal aufgetreten ist; sie hat es von ihrem Elter erhalten usw.“[262]). — Die Summe aller Anlagen in einem Organismus sei als „Erbmasse“ bezeichnet.

---

262) Correns 1912 zit. in 261.

Zweifellos noch viel komplizierter liegt die Vererbung bei der geschlechtlichen Fortpflanzung. Auch hier müssen wir Anlagen in den Geschlechtszellen annehmen. Es wird sich aber mit Bestimmtheit zeigen, daß sie nicht nur etwa in der Eizelle gegeben sind, sondern daß auch die Spermazelle solche enthält. Im allgemeinen hat demnach die befruchtete Eizelle die Anlagen beider Sexualzellen, also die doppelte Zahl von Anlagen in sich, und doch geht nur ein Organismus aus ihr hervor. Hat er die Eigenschaften des Vaters, die der Mutter, oder ist er ein Mittelding zwischen beiden? Um diese Frage beantworten zu können, um überhaupt einen Einblick in die Erscheinungen der Vererbung zu gewinnen, ist bis heute nur ein einziger Weg bekannt, der sich freilich als außerordentlich fruchtbar erwiesen hat: Es handelt sich darum, die so konstante Erbmasse einer Pflanze dadurch zu verändern, daß man ihr eine andere Erbmasse zufügt. Dies geschieht vor allem durch „Kreuzung", d. h. geschlechtliche Vereinigung zweier Individuen, die zwei verschiedenen Sippen (Rassen, Varietäten, Arten) angehören. Ueber solche Kreuzungen liegt eine umfangreiche Literatur vor. Die Sippen selbst betrachten wir als gegeben, und wir besprechen also hier nur den Erfolg ihrer Kreuzung, die Bildung der Bastarde (Hybriden, Blendlinge).

Bastarde. Soweit bekannt, hat zum erstenmal 1717 Thomas Fairchild in England aus gärtnerischen Gründen einen Bastard hergestellt, indem er die Narben von Dianthus caryophyllus mit Pollen von D. barbatus bestäubte. Von Männern der Wissenschaft hat wohl Linné aus Tragopogon pratensis ♀ und porrifolius ♂ zum erstenmal einen Bastard erzogen, während dann Koelreuter[263]) Bastardierungsversuche im großen anstellte und jahrelang verfolgte. Ihm waren die Bastarde interessant, weil sie die Sexualität im Pflanzenreich, die so oft angezweifelt wurde, fest begründeten. Sein erster Bastard Nicotiana rustica ♀ × paniculata ♂ blühte im Sommer 1761. Seitdem sind ungezählte Bastarde zu wissenschaftlichen und gärtnerischen Zwecken gezüchtet, zahllose auch spontan wachsend aufgefunden worden. Irgendwelche Gesetzmäßigkeiten haben diese, 1881 von Focke[264]) zusammengefaßten Studien nicht ergeben. Solche wurden erst entdeckt, als man, dem Vorgang Gr. Mendels[265]) folgend, anfing, mit möglichst nahestehenden Sippen zu operieren und die ganze Progenies ihrer Bastarde statistisch zu untersuchen. Mendels fast völlig in Vergessenheit geratene umfangreiche Versuche wurden 1900 fast gleichzeitig von de Vries, Correns und Tschermak[266]) wieder ans Licht gezogen, und seine Hauptresultate sind durch diese Forscher glänzend bestätigt worden. Seitdem sind zahllose Untersuchungen ausgeführt worden. Es ist eine neue Wissenschaft, die Vererbungslehre (Genetik), entstanden, die Zoologie und Botanik verbindet.

Monohybriden. Intermediäre Vererbung. Als ein Bei-

263) Koelreuter 1761—66 Vorl. Nachricht von einigen das Geschlecht d. Pflanzen betr. Versuchen u. Beobachtungen. Leipzig. (Ostwalds Klassiker No. 41 1893.)

264) Focke 1881 Die Pflanzenmischlinge. Berlin.

265) Gregor Mendel 1866 u. 1870 in Ostwalds Klassiker No. 121 (1901).

266) de Vries 1900 Ber. Bot. Ges. 18 83. Correns 1900 Ber. Bot. Ges. 18 158. Tschermak 1900 Zeitschr. landw. Versuchswesen in Oesterreich.

spiel für Kreuzung zweier Sippen, die sich nur in einem einzigen Merkmal, nämlich in der Farbstoffbildung, unterscheiden, wollen wir die Bastarde von Mirabilis Jalapa alba und rosea betrachten. Erstere hat weiße, letztere intensiv rosenrote Kronen; doch ist die Farbstoffbildung bei rosea nicht auf die Blumenkrone beschränkt, sondern sie tritt auch an anderen Blütenteilen und selbst an den Stengeln auf, während sie bei alba überall fehlt. Bei strenger Selbstbestäubung gibt die weißblumige Rasse stets nur weißblumige Deszendenten, und entsprechend blühen die Nachkommen einer rosea-Blüte stes rosenrot. Der Bastard aber zwischen den beiden Rassen sieht anders aus wie die Eltern, er hat hellrosa Blüten (Fig. 44), und es ist dabei ganz gleichgültig, ob rosea als Mutter und alba als Vater gedient hat oder umgekehrt. Der Kürze wegen wollen wir die Blüte der einen Elternform als rot, die des Bastards als rosa bezeichnen.

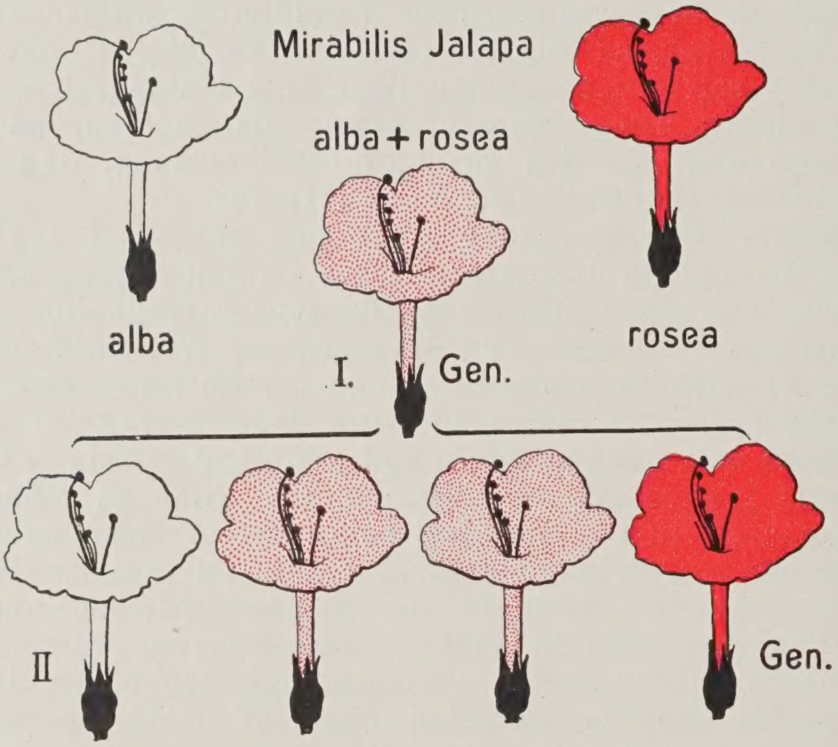


Fig. 44. Mirabilis Jalapa alba und rosea nebst ihrem Bastard in erster und zweiter Generation. Schema nach Correns.

Die ganze erste Generation des Bastards — man bezeichnet sie kurz als F_1 (Filialgeneration), während die Eltern P (Parentalgeneration) genannt werden — ist absolut gleichförmig. Ueberlassen wir nun ihre Blüten der Selbstbestäubung, so setzen sie reichlich Samen an, aber die daraus entstehende Pflanze, die zweite Bastardgeneration (F_2), ist nicht mehr aus gleichförmigen rosa gefärbten Individuen gebildet, sondern zeigt dreierlei Formen (Fig. 44): neben rosa Blüten finden wir auch rein weiße und rote Blüten, wie sie bei den Eltern vorhanden waren. Bei einem Teil der Enkel treten also die Eigenschaften der Großeltern auf — man sagt, der Bastard spaltet, oder man spricht auch von einem „mendeln“ des Bastards, weil Gregor Mendel diese Eigentümlichkeit der Bastarde zuerst eingehend studiert und bis zu einem gewissen Grade auch erklärt hat. Eine Erklärung für dieses eigenartige Verhalten aber konnte er nur

dadurch finden, daß er das Zahlenverhältnis feststellte, in dem die verschieden gefärbten Individuen auftraten. In Prozenten ausgedrückt, ergibt sich für die F_2-Generation unserer Jalapa, daß 50 Proz. rosa, 25 Proz. weiße und 25 Proz. rote Pflanzen auftreten.

Wenn man durch Selbstbestäubung eine F_3-Generation herstellt, so zeigt sich, daß die dreierlei Individuen der F_2-Generation absolut verschieden sind. Alle Nachkommen der weißen Blüten und der roten Blüten erweisen sich als ganz konstant weiß bzw. rot blühend; daraus folgt, daß die weißblütigen und die rotblütigen Formen von F_2 gar keine Bastardpflanzen mehr gewesen sind; bei der Spaltung sind die Eigenschaften der Elternpflanzen vollkommen rein wieder „herausgemendelt". So verhalten sich 25 + 25 Proz., also die eine Hälfte der F_2-Generation; die andere Hälfte aber besteht aus Bastarden und ergibt in F_3 eine erneute Spaltung, d. h. es treten wieder 25 Proz. rote, 25 Proz. weiße und 50 Proz. hellrosa Formen auf. Und so geht das in infinitum weiter. Nehmen wir an, jede Pflanze bringe nur vier Nachkommen hervor, so können wir folgende schematische Uebersicht über das Zahlenverhältnis zwischen den Exemplaren mit weißen, roten und gemischten (rosa) Blüten in fünf Generationen geben:

I. Generation	II. Generation	III. Generation	IV. Generation	V. Generation
	1 weiß →	4 weiß →	16 weiß →	64 weiß
		2 weiß →	8 weiß →	32 weiß
			4 weiß →	16 weiß
				8 weiß
1 rosa	2 rosa	4 rosa	8 rosa	16 rosa
				8 rot
			4 rot →	16 rot
		2 rot →	8 rot →	32 rot
	1 rot →	4 rot →	16 rot →	64 rot

Man bemerkt sofort, daß in den sukzessiven Generationen die Zahl der Bastarde immer mehr zurücktritt hinter den reinen Elterformen. Bei konstanter Selbstbefruchtung muß also die Bastardpflanze nach kurzer Zeit praktisch so gut wie verschwunden sein — vorausgesetzt, daß alle Nachkommen gleich lebensfähig sind.

Zur Erklärung dieser Tatsachen müssen wir von der Annahme besonderer „Anlagen" oder „Gene" in den Keimzellen ausgehen, müssen uns also vorstellen, daß die Keimzellen von Mirabilis Jalapa rosea im männlichen wie im weiblichen Geschlecht die Anlagen für rote Blüten besitzen, während in den Keimzellen der alba die Anlagen für weiße Blüten enthalten sind. Daneben enthalten die Keimzellen noch eine Menge anderer Gene, Anlagen für andere Merkmale, die uns aber im Moment nicht interessieren. Bei der Bastardbefruchtung solcher Keimzellen entsteht dann also eine befruchtete Eizelle mit Anlagen für weiß und rot und diese werden während der ganzen vegetativen Entwicklung der Bastardpflanze F_1 bei allen Zellteilungen auf alle Tochterzellen weitergegeben. Wir verstehen es, daß die Farbstoffbildung in den Blüten der Bastarde weniger intensiv ausfällt, weil ja nur einmal die Anlage für rot in ihnen vorliegt, während bei der Form rosea zweimal diese Anlage vorhanden ist. Bei der Keimzellenbildung der Bastardpflanze, bei der Reduktionsteilung, die der Bildung der Eizellen einerseits, der Spermazellen andererseits vorausgeht, trennen sich

diese Anlagen in der Weise, daß die Hälfte der Sexualzellen, der männlichen sowohl wie der weiblichen, nur die Anlage für rot, die andere Hälfte nur für weiß führt. Die Sexualzellen haben also in F_1 den Charakter der ursprünglichen Arten wiedergewonnen und bei ihrer Verschmelzung sind dann zwei Möglichkeiten gegeben: entweder es treffen gleiche oder ungleiche Sexualzellen zusammen. Da die beiderlei Zellen in gleicher Zahl ausgebildet werden, muß das Zusammentreffen von Zellen mit gleichen Anlagen ebenso häufig eintreten wie das von Zellen mit ungleichen Anlagen. Es müssen also — wie das ja auch schon von MENDEL gefunden war — 50 Proz. Bastarde und 50 Proz. reine Formen in F_2 auftreten. Im letzteren Fall liegt die gleiche Wahrscheinlichkeit für die Vereinigung zweier weißer Anlagen wie für die zweier roter Anlagen vor, und dement-

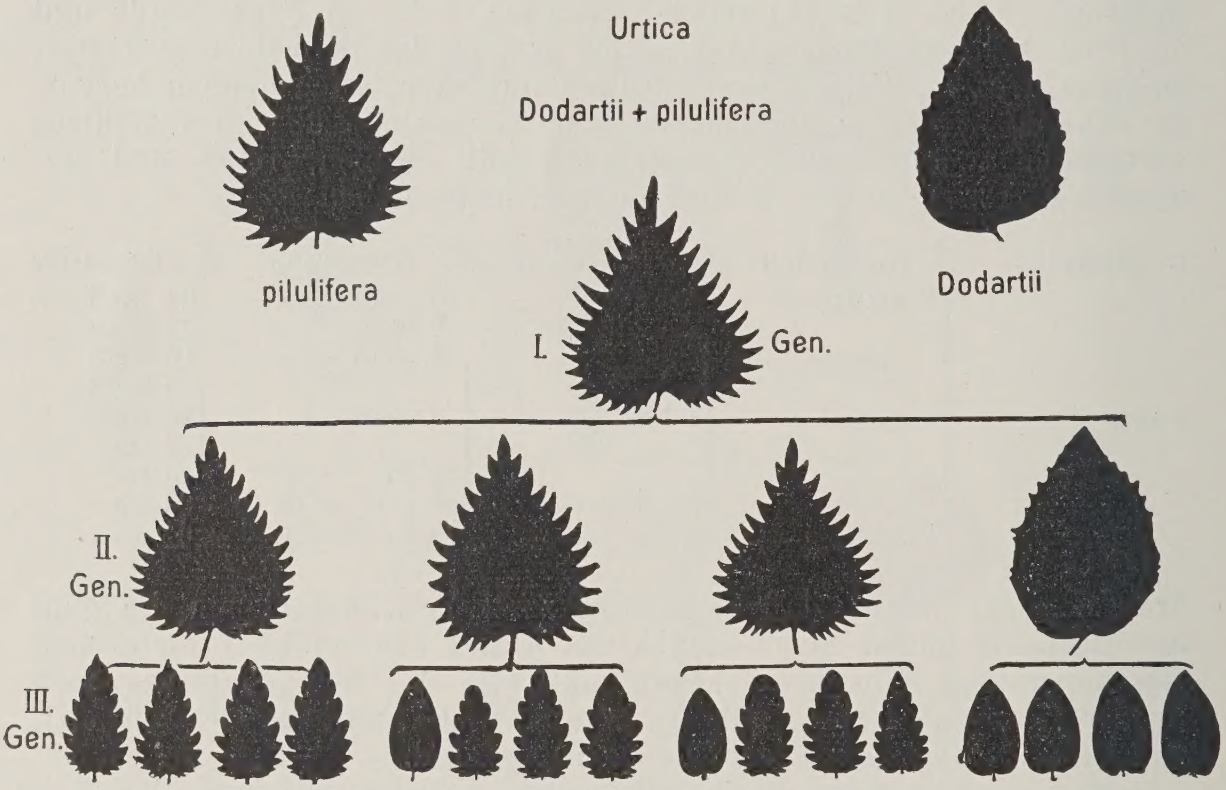


Fig. 45. Der Bastard von Urtica pilulifera und Urtica Dodartii in drei Generationen nebst deren Eltern. Schema nach CORRENS.

sprechend sehen wir 25 Proz. weißblütige und 25 Proz. rotblütige Pflanzen auftreten. Diese Zahlen können, da es sich um Wahrscheinlichkeitswerte handelt, freilich nur bei einer größeren Zahl von Versuchen wirklich zur Beobachtung gelangen. — Aus dieser Darstellung folgt, daß die 50 Proz. Bastardpflanzen in F_2 nicht Bastarde geblieben sind, sondern bei der Befruchtung neu gebildet wurden.

Dominanz. In manchen Fällen — ihre Häufigkeit ist wohl öfters überschätzt worden — tritt uns die Erscheinung entgegen, daß der Bastard das Differenzmerkmal der Eltern nicht zu einer Mittelbildung gestaltet, sondern daß er in ihm ganz dem Vater oder ganz der Mutter gleicht. Als Beispiel für dieses Verhalten betrachten wir den Bastard von zwei Nesseln, der Urtica pilulifera mit scharf gesägten Blättern und der fast ganzrandigen Urtica Dodartii

(Fig. 45). Dieser Bastard hat in F_1 durchaus das Blatt von pilulifera, alle Blätter sind mit scharfen Zähnen versehen. Daß aber die Dodartii-Anlagen nicht verschwunden sind, zeigt die F_2-Generation, in der neben 75 Proz. pilulifera auch 25 Proz. Dodartii wieder zum Vorschein kommen. Dieses Zahlenverhältnis führt auch hier zur Erklärung der Erscheinung. Bei der Bildung von F_1 sind Sexualzellen von pilulifera mit solchen von Dodartii zusammengetroffen und die Anlagen von pilulifera haben derartig prävaliert, daß dic anderen keinen Einfluß auf die Blattgestaltung gewinnen konnten. Man sagt, die ersteren dominieren, die letzteren sind rezessiv. Die rezessiven Anlagen sind aber keineswegs verschwunden; bei der Keimzellenbildung in F_1 tritt Spaltung ein und es finden sich dementsprechend Keimzellen mit dem rezessiven Merkmal, und solche mit dem dominierenden Merkmal. Bei ihrer Vereinigung sind folgende Möglichkeiten gegeben:

Rezessiv ♀ + Rezessiv ♂.
Rezessiv ♀ + Domin. ♂.
Domin. ♀ + Rezessiv ♂.
Domin. ♀ + Domin. ♂.

Es trifft also in 25 Proz. aller Fälle rezessiv mit rezessiv zusammen; die Pflanzen sind die reine Elternpflanze, in unserem Fall Urtica Dodartii. In weiteren 25 Proz. trifft domin. mit domin. zusammen, es entsteht reine pilulifera. In 50 Proz. der Fälle aber bilden sich, wie bei unserer Jalapenkreuzung, wieder Bastarde, aber man sieht ihnen äußerlich nichts von ihrer Bastardnatur an, weil eben das pilulifera-Merkmal dominiert; erst an dem weiteren Spalten in F_3, die das gleiche Zahlenverhältnis von 25:75 ergibt, zeigt sich, daß diese Pflanzen Bastarde sind. Genau das gleiche Verhalten wie Urtica Dodartii und pilulifera zeigt ein schon von Mendel hergestellter Bastard zwischen weiß und rotblühender Erbse. Die erste Generation blüht rein rot, weil rot dominiert, in F_2 haben wir 25 Proz. weiße, 25 Proz. rein rote und 50 Proz. zwar auch rotblühende aber innerlich doch verbastardierte Pflanzen.

Symbole. In sehr anschaulicher Weise werden die Tatsachen der Vererbung durch Symbole dargestellt. Man bezeichnet die einzelnen Anlagen oder Gene mit Buchstaben. Hat also eine bestimmte Pflanze die Gene *A, B, C, D* . . ., so wird ein durch Reinzucht erzeugter Nachkomme die „Erbformel“ *AA, BB, CC, DD* . . . besitzen, denn er hat ja jeweils von Vater und Mutter die gleichen Anlagen mitbekommen. Unterscheiden sich aber die zwei geschlechtlich verschiedenen Keimzellen in einem Gen, so wird in diesem dann der Nachkomme ein Bastard sein. Nennen wir die Anlage für Rotfärbung bei Mirabilis R (rot), so wird durch r das entsprechende nichtrote, also das weiße Gen bezeichnet.

Pflanzen, die in ihrer Erbmasse für ein bestimmtes Merkmal ein Gen zweimal führen, nennt man Homozygoten und man unterscheidet die dominante Homozygote R R und die rezessive Homozygote r r. Solche, die ein bestimmtes Gen in zwei verschiedenen Formen führen, heißen Heterozygoten (R r). — Bei Mirabilis könnte man ebensogut der Anlage für weiß einen großen Buchstaben (W) geben und rot als nichtweiß mit kleinen Buchtaben (w) bezeichnen.

wenn aber *Dominanz* besteht, bezeichnet man stets das dominierende Merkmal mit großem, das rezessive Merkmal mit kleinem Buchstaben.

Indem man dann alle Merkmalspaare, in denen Gleichheit besteht, wegläßt, nimmt das Symbol für die Vererbung bei Mirabilis folgende Gestalt an:

Eltern	RR (rot)	rr (weiß)
Deren Geschlechtszellen	♂ 100 % R ♀ 100 % R	♂ 100 % r ♀ 100 % r
Bastard I. Gen.	Rr (rosa)	
Dessen Geschlechtszellen	♂ 50 % R 50 % r ♀ 50 % R 50 % r	
Deren Kombinationen	RR, Rr, rR, rr.	

Aus der letzten Zeile kann man also die Spaltung, die in der II. Generation eingetreten ist, direkt ablesen: 25 Proz. (RR) müssen rot, 25 Proz. (rr) weiß blühen; 50 Proz. (Rr und rR) blühen rosa und spalten weiter. Wenn aber rot über weiß dominierte, so würde man ebenfalls aus dieser Zeile ablesen können, daß 25 Proz. weiße und 75 Proz. rote Blüten in der II. Generation auftreten müssen und daß von letzteren $^1/_3$ homozygotisch, $^2/_3$ heterozygotisch sind.

Intermediäre und dominierende Vererbung sind keineswegs prinzipiell verschieden, vielmehr gibt es Uebergänge zwischen beiden. Das Dominieren aber findet wohl seine beste Erklärung durch gewisse Vorstellungen von Goldschmidt, die überhaupt berufen erscheinen, auf diesem Gebiete neues Licht zu verbreiten. Goldschmidt nimmt an, daß die Gene nach Art von Katalysatoren bestimmte Entwicklungsvorgänge anregen. Wenn nun zwei Gene eines Paares verschiedene Geschwindigkeiten auslösen, z. B. das dominierende eine größere als das rezessive, so muß der Fall möglich sein, daß der Einfluß des Rezessiven sich erst geltend zu machen beginnt, wenn die maßgebenden Entwicklungszustände schon erledigt sind; mit andern Worten: das rezessive Gen kommt einfach zu spät und deshalb sieht es äußerlich so aus, also ob es überhaupt nicht vorhanden wäre. Daß auch im Falle vollkommener Dominanz das rezessive Gen nicht ganz ohne Einfluß ist, zeigen die Erfahrungen von Correns, nach denen man wenigstens an *jungen* Urtica-Pflanzen in der F_2-Generation die Heterozygoten doch von der homozygotischen pilulifera unterscheiden kann. Erst an der älteren Pflanze wird also der Vorsprung in der Entwicklung des pilulifera-Merkmals so groß gegenüber dem Dodartii-Merkmal, daß von letzterem äußerlich nichts mehr zu sehen ist.

Genotypus und Phänotypus. Die eben geschilderte Erscheinung, daß in der F_2-Generation des Urtica-Bastardes die Pflanzen mit Bastardnatur äußerlich von den reinen pilulifera-Pflanzen nicht zu unterscheiden sind, gibt Veranlassung zu einer wichtigen Bemerkung. Man kann also durch noch so gründliche anatomische oder morphologische Untersuchung einer Pflanze über ihren Bestand an Genen *nichts* aussagen; eine Kenntnis darüber vermittelt einzig und allein eine passende Kreuzung. Die zwei äußerlich gleichen, den Anlagen nach aber verschiedenen Pflanzen zu unterscheiden, liegt ein großes Bedürfnis vor. Dem Vorschlage Johannsens folgend, spricht man vom *Genotypus* einer Pflanze und bezeichnet damit seinen Gehalt an Anlagen. Zwei Pflanzen mit gleichen Anlagen sind also *genotypisch gleich*. Und im Gegen-

satz zum Genotypus steht der „Phänotypus", das Gewand, das Kleid, das sich die Anlagen geschaffen haben, unter dem sie sich verbergen. Die in Rede stehenden Pflanzen der F_2-Generation des Urtica-Bastardes nennen wir demnach phänotypisch gleich, genotypisch verschieden.

Nun kann man es aber einem Merkmal nicht ansehen, ob es phänotypischer oder genotypischer Natur ist. Das soll an einem Beispiel erläutert werden, das wir BAUR[261]) verdanken.

Die chinesische Primel, Primula sinensis, tritt in mehreren Rassen auf, die sich durch die Blütenfarbe unterscheiden und die völlig konstant sind. So kennen wir eine weiße und eine rote Form, alba und rubra. Wird eine rubra-Pflanze aber bei 30° kultiviert, so bildet sie alsbald weiße Blüten, um nach Abkühlung auf 20° wieder zur Bildung der roten Blüten überzugehen. Die alba-Pflanzen dagegen machen ihre weißen Blüten ebenso bei 20° wie bei 30°. Somit sind die beiden Rassen bei normalen Kulturbedingungen leicht zu unterscheiden, bei 30° aber völlig ununterscheidbar. Wenn wir also bisher sagten, eine bestimmte Pflanze vererbt ihre rote Farbe auf die Nachkommen, sie hat „Anlagen für rot", so ist diese Ausdrucksweise sehr wenig korrekt. Richtig wäre es für unsere Primel zu sagen, sie vererbt die Fähigkeit, auf eine Temperatur von 20° mit der Bildung roter, auf eine von 30° mit der Bildung weißer Blüten zu antworten. Das Gleiche gilt nun für alle Anlagen, die bei der Entfaltung der zugehörigen Merkmale durch die Außenwelt irgendwie beeinflußt werden, und man wird kaum annehmen dürfen, daß irgendeine Anlage sich solchen Einflüssen entziehen kann. Vererbt wird demnach eine bestimmte Reaktionsweise auf Außeneinflüsse. Was uns am fertigen Organismus entgegentritt, sind die Reaktionen auf die Außenbedingungen, unter denen er sich entwickelt hat.

Dihybriden. Eine weitere Komplikation in der Bastardbildung tritt uns entgegen, wenn die Eltern in mehr als einem Merkmal differieren, z. B. wenn die weißblütige Erbse gelbe, die rotblühende grüne Kotyledonen hat. Der Bastard besitzt zunächst einmal gelbe Kotyledonen bei roten Blüten; er hat also die Kotyledonenfarbe von der einen, die Blütenfarbe von der anderen Sippe geerbt. Daraus ersieht man, daß nicht einfach die eine Sippe mit der anderen einen Kampf um die Prävalenz führt, sondern daß die einzelnen Eigenschaften diesen Kampf kämpfen, und daß in einem Merkmal die eine, im anderen die andere siegen kann. Demnach muß auch für jedes Merkmal der Pflanze eine distinkte Anlage im Keim gefordert werden. Um das Verhalten der Dihybriden möglichst kurz klarlegen zu können, bedienen wir uns sofort der oben eingeführten Symbole und bezeichnen mit R und r wieder die rote bzw. weiße Blütenfarbe und mit G und g die gelbe bzw. grüne Farbe der Kodyledonen. Dann erhalten wir:

Eltern	RRgg		rrGG	
Deren Keimzellen	Rg		rG	
F_1	RrGg (rote Blüte, gelbe Kotyledonen)			
Keimzellen von F_1	RG	Rg	rG	rg

Diese geben dann für die Ausbildung von F_2 folgende Kombinationen von Keimzellen.

R G R G No. 1 rotgelb	R G R g No. 2 rotgelb	R G r G No. 3 rotgelb	R G r g No. 4 rotgelb
R g R G No. 5 rotgelb	R g R g No. 6 rotgrün	R g r G No. 7 rotgelb	R g r g No. 8 rotgrün
r G R G No. 9 rotgelb	r G R g No. 10 rotgelb	r G r G No. 11 weißgelb	r G r g No. 12 weißgelb
r g R G No. 13 rotgelb	r g R g No. 14 rotgrün	r g r G No. 15 weißgelb	r g r g No. 16 weißgrün

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich, daß in F_2 viererlei **äußerlich** verschiedene Individuen in folgenden Zahlenverhältnissen auftreten:

rotgelbe: 9, rotgrüne: 3, weißgelbe: 3, weißgrüne 1.

Innerlich verschiedene Formen aber liegen neun vor, denn

Von den neun rotgelben (No. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10 und 13)	
hat No. 1 die Formel RRGG	Typus (1)
haben No. 2 und 5 die Formel RRGg	Typus (2)
haben No. 3 und 9 die Formel RrGG	Typus (3)
haben No. 4, 7, 10, 13 die Formel RrGg	Typus (4)
Von den drei rotgrünen	
hat No. 6 die Formel RRgg	Typus (5)
haben No. 8 und 14 die Formel Rrgg	Typus (6)
Von den drei weißgelben	
hat No. 11 die Formel rrGG	Typus (7)
haben No. 12 und 15 die Formel rrGg	Typus (8)
Die weißgrüne No. 16	
hat die Formel rrgg	Typus (9)

Polyhybriden. Bei Bastardierung von Sippen, die in mehr als zwei Merkmalen verschieden sind (Tri- bis Polyhybriden), nimmt die Komplikation rasch zu. Schon bei zehn Merkmalen werden 1024 verschiedene Keimzellen gebildet, die über eine Million Kombinationen zulassen, aus denen bei Dominanz in sämtlichen Genen mehr als 1000 äußerlich und mehr als 60000 innerlich verschiedene Nachkommen entstehen.

Vererbungsgesetze. Aus den mitgeteilten Erfahrungstatsachen lassen sich folgende Gesetze der Vererbung ableiten:

1) Gesetz der Uniformität. Sämtliche Individuen der F_1-Generation eines Bastardes sind untereinander völlig gleich. Dabei ist es auch gleichgültig, welches der Eltern als Vater und welches als Mutter bei der Herstellung der Bastarde gedient hat.

2) Mit derselben Sicherheit wie man die Gleichartigkeit jeder F_1-Generation voraussagen kann, kann man auch behaupten, daß die F_2-Generation inhomogen sein muß, weil hier das Spalten eintritt. Das „Spaltungsgesetz" ist jetzt für eine sehr große Anzahl von Merkmalen bei Pflanzen sichergestellt. Es folgen ihm nicht nur die besprochenen Merkmale, wie Farbe und Blattrandausbildung, sondern auch andere Formmerkmale, sowie auch physiologische Merkmale, wie Blütezeit, Lebensdauer, Geschlechtsverhältnis, Selbstfertilität und Selbststerilität, Resistenz gegen Infektionskrankheiten und gegen Frost.

3) Aus den Erfahrungen an Di- und Polyhybriden endlich leitet man das „Gesetz der Selbständigkeit der Merkmale und der Anlagen" her. Das Keimplasma eines Individuums besteht

aus vielen distinkten Teilchen, deren jedes die Anlage einer Eigenschaft repräsentiert. Bei der Herstellung eines Bastardes können diese Teilchen in anderer Weise kombiniert werden, als sie es in jeder einzelnen Elternpflanze waren. Es entstehen also bei der Bastardierung durch neue Kombinationen der alten Merkmale auch ganz neue Formen. Zum Teil lösen sich diese durch Spaltung auf, zum Teil aber bleiben sie erhalten. Bei Dihybriden z. B. sind es zwei solcher Neubildungen unter 16 F_2-Pflanzen, die als weiterhin konstante Formen auftreten, die also in beiden Faktoren homozygotisch sind. In unserem Beispiel eines Erbsenbastardes S. 118 sind nur die No. 1 und 16 solche homozygotische Neukombinationen. Daneben treten als Homozygoten noch die Eltern auf (No. 6 und 11). Alle andern Formen sind heterozygotisch und müssen demnach weiterhin spalten.

Kreuzungsnova. Solche neue Kombinationen, wie wir sie bei Di- oder Polyhybriden beobachteten, sind ohne weiteres verständlich. Unverständlich aber erscheint auf den ersten Blick die Tatsache, daß auch ganz neue Eigenschaften bei Bastarden hervortreten können, Eigenschaften, die keines der Eltern besaß. Der Bastard zweier Rassen von Mirabilis Jalapa, von denen die eine weiße, die andere hellgelbe Blätter besitzt, ist durch hellrosa Blüten ausgezeichnet, die vereinzelt rote Streifen führen. Und in zweiter Generation finden wir hier im ganzen 11 verschiedene Blüten, die Uebergänge von weiß zu rot oder weiß zu gelb darstellen: Es tritt die betreffende Farbe in einzelnen Streifen auf weißem Grunde auf, oder sie tritt als reine Gesamtfarbe in heller oder dunkler Nüance auf, oder endlich es finden sich dunkle Streifen auf hellerem Grund. Auch solche scheinbare Kreuzungsnova ordnen sich vollständig dem MENDELschen Gesetze unter. Wir wollen das an einem besonders einfachen, von CORRENS mitgeteilten Beispiel ausführen. Linaria maroccana kommt in Rassen von dreierlei Blütenfarben vor: es gibt weiß, rosa und violett blühende. Der Bastard zwischen der weißen und der rosa Sippe blüht auffallenderweise violett. In F_2 aber finden wir neben violetten auch rosa und weiße Pflanzen vor. Die Zahlenverhältnisse, in denen sie auftreten, 9 violette : 3 rosa : 4 weiße, erinnern auffallend an die bei Dihybriden beobachteten 9 : 3 : 3 : 1. Wenn in einem Dihybriden die zwei letzten Klassen äußerlich nicht verschieden wären, dann müßte er die bei Linaria beobachteten Verhältnisse 9 : 3 : 4 ergeben. Eingehende Analyse des Bastardes hat nun in der Tat mit Sicherheit ergeben, daß es sich da um einen Dihybriden handelt, d. h. daß das äußerlich einheitliche Merkmal der Blütenfarbe durch zwei Anlagen bedingt wird. Die einfachste Erklärung für Linaria sieht nun so aus: Das rote Leinkraut besitzt ein Anthocyan, das durch sauren Zellsaft rot, durch alkalischen blau wird; tatsächlich enthält die Pflanze sauren Zellsaft und in ihren Geschlechtszellen die „Anlage" für diesen sauren Zellsaft. Die weiße Form dagegen besitzt einen weißen Farbstoff — der Kürze wegen mag dieser Ausdruck erlaubt sein; in Wirklichkeit fehlt hier der Farbstoff ganz — und alkalischen Zellsaft. Die Anlagen sind also:

1) rosa R	weiß r	(Farbstoff)
2) sauer S	alkalisch s	(Zellsaft)

Bei der Bastardbildung wird also die Anlage für den Farbstoff von der roten Pflanze geliefert und die weiße bringt die dominierende An-

lage für alkalischen Zellsaft, durch die dann die Violettfärbung von F_1 bedingt ist. Bei der Keimzellenbildung dieses Bastardes müssen viererlei verschiedene Keimzellen mit folgenden Anlagen auftreten:

1. R s   2. R S   3. r s   4. r S.

Unter den 16 möglichen Kombinationen wird, entsprechend dem S. 118 Gesagten, 9mal rosa und alkalisch zusammentreffen; diese Pflanzen blühen violett. 3mal muß rosa und sauer auftreten; hier werden wir rote Blüten erhalten. 3mal muß weißer Farbstoff mit „alkalisch" und 1mal weißer Farbstoff mit „sauer" kombiniert sein. Da aber der weiße Farbstoff durch „alkalisch" oder „sauer" nicht tangiert wird, so werden die letzten 3 + 1 Möglichkeiten äußerlich nicht verschieden sein.

Wenn die Ueberschrift dieses Abschnittes Kreuzungs*nova* lautet, so muß jetzt doch darauf aufmerksam gemacht werden, daß es sich dabei in der Regel gar nicht um wirkliche Neuheiten handelt, sondern eher um das Gegenteil. Meist nämlich sind es *ursprüngliche* Eigenschaften der *wilden* Formen, die durch Kreuzung von Rassen wieder zum Vorschein kommen. So kann auch bei Linaria maroccana die violette Rasse als die ursprüngliche angesehen werden. Man spricht deshalb von „Rückschlägen" (*Bastardatavismen*).

Polymere Faktoren. Manchmal ist *ein* Merkmal in der Weise von mehreren Faktoren bedingt, daß jeder einzelne von diesen den gleichen Effekt hat, die Mehrzahl also *nur steigernd* wirkt. Dann spricht man von polymeren (oder auch multiplen) Faktoren. So hat bei einem bestimmten rotkörnigen Weizen Nilson-Ehle gezeigt, daß die rote Farbe auf *drei* Anlagen beruht, deren jede für sich schon Rotfärbung bedingt, die dann durch die Gegenwart einer 2. und 3. Anlage nur noch in der Intensität zunimmt. Wird dieser Weizen mit einem weißen Weizen bastardiert, der eine Anlage für „weiß" hat (oder dem alle Rotanlagen fehlen), so bekommen wir einen *Trihybriden*, der in F_2 schon 64 Kombinationen von Keimzellen hat. Und aus diesen 64 Kombinationen geht nur eine einzige weiße Pflanze hervor neben 63 mehr oder minder tief rot gefärbten, die nicht in Farbklassen gebracht werden können. Wird also der Bastard nicht in genügend großer Anzahl erzeugt, so kann es leicht vorkommen, daß gar keine weißen Pflanzen erhalten werden, daß *scheinbar* gar keine Spaltung erfolgt. Der Beweis, daß tatsächlich Trihybriden vorliegen, wird durch die F_3- und F_4-Generation geliefert.

Polymere Faktoren scheinen häufig da am Werk zu sein, wo quantitative Merkmale, wie Größe, Farbintensität u. ä. vererbt werden, und sie haben noch eine sehr bemerkenswerte Konsequenz. In dem Nilson-Ehle entnommenen Beispiel des rotkörnigen Weizens werden in F_2 unter den 64 möglichen Kombinationen

eine	6mal	einen	Rotfaktor	aufweisen
sechs	5mal	„	„	„
fünfzehn	4mal	„	„	„
zwanzig	3mal	„	„	„
fünfzehn	2mal	„	„	„
sechs	1mal	„	„	„
eine	0mal	„	„	„

Wenn nun die Färbung etwa proportional der Zahl der Rotfaktoren zunähme, dann würden die sich ergebenden Pflanzen ihrer Farbe

nach eine Variationsreihe bilden, die genau einer Galton-Kurve entspräche. Wenn aber statt drei etwa sechs multiple Faktoren gegeben sind, und wenn diese, wie das tatsächlich gelegentlich beobachtet wurde, auf die Größe der Pflanzen einwirken, dann erhalten wir in F_2 eine Variationskurve, die unter der Voraussetzung, daß jeder Faktor einen Größenzuwachs von fünf Einheiten hervorruft, folgende Gestalt annehmen kann:

Größenklasse	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100
Zahl	1	12	66	220	495	792	926	792	495	220	66	12	1

Hier ist äußerlich das Bild der Mendel-Spaltung völlig verwischt. Man muß daraus schließen, daß nicht etwa die Galton-Kurven ein Kennzeichen der Modifizierbarkeit und typische Spaltung der Ausdruck für genotypische Differenz ist. Vielmehr kann bei jeder beobachteten Variation nur das Vererbungsexperiment einen Schluß erlauben, was an ihr genotypisch, was phänotypisch ist. In der Natur wird eine solche Variationskurve, wie wir sie unter der Annahme von sechs multiplen Größenfaktoren konstruiert haben, weitere Uebergänge zwischen den Größenklassen noch dadurch bekommen, daß zu den genotypischen Differenzen Modifikationen hinzutreten; dann werden wir ein Bild bekommen, wie es für eine Population von Bohnen S. 99 abgebildet und besprochen wurde.

Gekoppelte Merkmale. Correns hat 1900 zwei Levkojen miteinander gekreuzt, die er „incana"- und „glabra"-Sippe nannte. Sie unterscheiden sich im ganzen in acht Merkmalen, unter anderem darin, daß incana behaart ist und violett blüht, während glabra kahl ist und weiße Blüten besitzt. Zu erwarten war eine außerordentlich komplizierte Spaltung. Beobachtet wurde die Spaltung eines Monohybriden. Es waren also nur zweierlei Sexualzellen gebildet worden, die eine mit allen Anlagen für die Sippe incana, die andere mit allen Anlagen für glabra. Die einzelnen Anlagen sind also vereinigt geblieben, man spricht deshalb von gekoppelten Merkmalen (absolute Koppelung).

Aehnliche Koppelungen hat z. B. Bateson bei Lathyrus odoratus, v. Ubisch bei der Gerste festgestellt. In der Regel pflegt diese Koppelung keine ganz feste zu sein, sondern es treten doch vereinzelte Spaltungen und Trennungen auf (partielle Koppelung).

Bateson kreuzte eine Sippe von Lathyrus odoratus mit normalen Antheren (A) und einem dunklen Fleck in der Blattachsel (F) mit einer zweiten Sippe, die verschrumpfte (sterile) Antheren (a) besaß und den Fleck in der Blattachsel nicht aufwies (f). In F_2 sollte man viererlei Pflanzen erwarten:

I. Typus	fertile Antheren,	Fleck in Blattachsel,	$^9/_{16}$	aller	Pflanzen
II. „	„ „	ohne Fleck	$^3/_{16}$	„	„
III. „	sterile „	mit „	$^3/_{16}$	„	„
IV. „	„ „	ohne „	$^1/_{16}$	„	„

Nun besteht aber Koppelung zwischen dem Farbstoffmerkmal und der Ausbildung der Antheren. Wäre sie absolut, so könnten wir nur zwei Typen von Pflanzen erwarten, nämlich I und IV. Tatsächlich aber bilden diese Pflanzen viererlei Gameten, und zwar in folgendem Verhältnis:

15 AF : 1 Af : 1 aF : 15 af.

Demnach müssen die vier oben genannten Typen nicht im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1, sondern von 737 : 31 : 31 : 225 auftreten.

Bei der von Bateson gezogenen Zahl von Pflanzen wäre zu erwarten: 637 : 27 : 27 : 194;
tatsächlich gefunden hat er: 627 : 27 : 17 : 214.

In anderen Fällen kann statt 15 auch eine größere oder kleinere Zahl auftreten, die Koppelung also noch fester oder weniger fest sein. Für bestimmte Faktoren aber ist das Koppelungsverhältnis ein konstantes.

Chromosomentheorie. Es erhebt sich nun die Frage: „Was sind die Gene und wo sind sie in der Zelle zu suchen?" Nägeli, der den Begriff der „Anlage" wohl zuerst entwickelt hat, bezeichnete einen Teil des Protoplasmas, den er „Idioplasma" nannte, als Erbmasse. Ihm schien die Annahme unabweisbar, daß dieses Idioplasma sich ebensowohl im Kern wie im Cytoplasma vorfinde. Später hat dann die Tatsache, daß gewisse männliche Sexualzellen nur oder fast nur aus Kernen bestehen und dennoch die väterlichen Eigenschaften zu übertragen vermögen, immer mehr zu der Ueberzeugung geführt, daß die Kerne die Träger der Erbsubstanz seien. Und neuerdings gewinnt die Hypothese, daß nicht der ganze Kern, son-

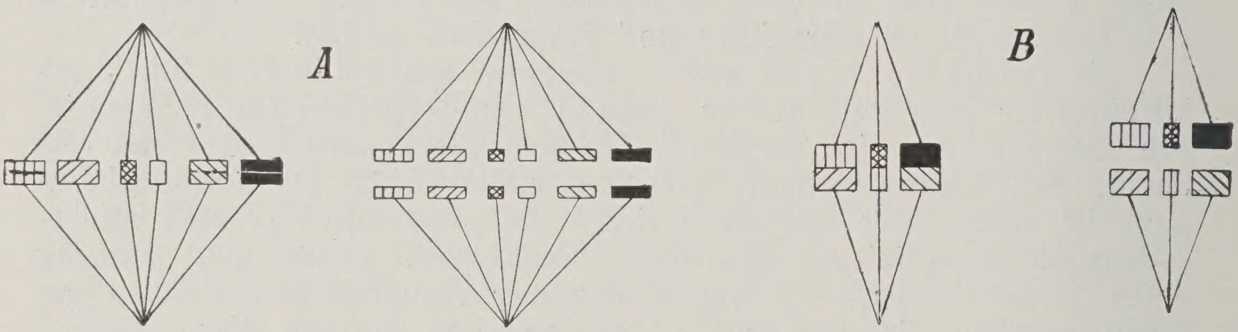


Fig. 46. Schemata der Kernteilung. *A* Normale Teilung. *B* Reduktionsteilung. Aus Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.

dern nur Teile von ihm, nämlich die Chromosomen[267]) Sitz der Gene seien, immer mehr an Wahrscheinlichkeit. Bei der Befruchtung bringt die Eizelle genau so viele Chromosomen mit, wie die männliche Zelle. Aus dem befruchteten Ei aber geht ein diploider Organismus hervor, in dem jede einzelne Zelle das väterliche und mütterliche Erbgut in Gestalt der väterlichen und mütterlichen Chromosomen unvermischt und unbeeinflußt voneinander aufweist. Ist doch jede Zelle aus einer andern Zelle, somit schließlich alle in letzter Linie aus der befruchteten Eizelle entstanden und hat dabei jeweils die Längshälften aller Chromosomen mit bekommen (Fig. 46 *A*). Bei der Bildung der Geschlechtszellen aber tritt die sog. Reduktionsteilung ein (Fig. 46 *B*). Jetzt werden nicht Chromosomenlängshälften, sondern ganze Chromosomen an die Tochterzellen abgegeben und dabei werden die homologen väterlichen und die mütterlichen Chromosomen nach den Gesetzen des Zufalls auf die Sexualzellen verteilt. So wird die wichtige Tatsache, daß die Geschlechtszellen niemals Bastardnatur haben, sondern immer rein sind, ohne

267) Morgan 1922 Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Deutsch v. Nachtsheim. Berlin. Goldschmidt s. 261. Man vgl. auch Seiler 1922 Zeitschr. f. ind. Abstammungslehre.

weiteres verständlich. Wenn wirklich die Chromosomen die Gene tragen, dann kann es in einem Organismus nur so viele unabhängig spaltende Gene geben, als Chromosomen vorhanden sind. Indes ist die Zahl der Chromosomen viel zu gering, als daß man annehmen könnte, jedes trage nur ein einziges Gen. Somit muß in jedem Chromosom eine größere Anzahl von Genen in bestimmter Anordnung vereinigt sein; die verschiedenen Chromosomen aber tragen differente Gene. Nur die in verschiedenen Chromosomen liegenden Gene können also typische Spaltungen aufweisen, die anderen müssen „gekoppelt“ sein. In der Tat kennt man, wie eben ausgeführt wurde, Faktoren genug, die in der Regel miteinander gekoppelt bleiben und für ein tierisches Objekt, die Fliege Drosophila, ist durch MORGAN und seine Schule bis ins einzelne hinein festgestellt, daß wirklich nur so viele unabhängig spaltende Gruppen von Genen existieren, als Chromosomen vorhanden sind.

Nun gibt es aber, wie wir sahen, neben absoluter Koppelung auch eine partielle. Auch sie findet durch die Chromosomenhypothese ihre Erklärung. Bei der Reduktionsteilung lagern sich die einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen neben- oder übereinander. Bei der Trennung kann es dann vorkommen, daß sie nicht so auseinanderweichen, daß in die eine Zelle das väterliche, in die andere das mütterliche Chromosom übertritt, sondern daß, dem Schema Fig. 47 entsprechend, ein Verkleben und ein Austausch von Chromosomen-Stücken erfolgt. Dabei ist zu bedenken, daß die Verklebung der Chromosomen und dementsprechend ihr Durchreißen nicht nur (wie in Fig. 47) in der Mitte, sondern an ganz beliebiger Stelle erfolgen kann. Nach den Forschungen der MORGANschen Schule sind die einzelnen Gene in den Chromosomen der Länge nach aneinander gereiht; je weiter sie voneinander entfernt sind, desto leichter können sie durch Austausch voneinander getrennt werden. Umgekehrt kann man also auf Grund des häufigen oder seltenen Austausches auf ihre Lage im Chromosom schließen und so eine Topographie der Chromosomen herstellen.

Fig. 47. Schematische Darstellung des „crossing over“. Zwei Chromosomen, eines schwarz, eines weiß legen sich kreuzweise übereinander und trennen sich dann so, daß die neuen Chromosomen je zur Hälfte aus schwarzem und weißem Chromosom bestehen.

Mutationen. Nach den bisherigen Ausführungen wäre anzunehmen, daß die Deszendenz einer homozygotischen Pflanze unbegrenzt gleich bleibt bzw. nur durch Außenfaktoren, also nur phänotypisch sich ändert. Tatsächlich aber hat man auch in reinem homozygotischen Material, wie man es durch dauernde Selbstbestäubung erhält („reine Linie“, vgl. S. 100) gelegentlich ohne sichtbare Ursache Abweichungen bekommen, die sich, einmal entstanden, als konstant erwiesen haben. Sie werden als „Mutationen“ bezeichnet[268]). Wenn z. B. in einer rotblühenden reinen Linie plötzlich ein weißblühendes Exemplar auftritt, ohne daß die Bedingungen verändert worden sind, und wenn die Nachkommen

268) DE VRIES 1901 Die Mutationstheorie I u. II. Leipzig; 1906 Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin. KORSCHINSKI 1901 Flora 89 240.

dieses Individuums wieder weiß blühen, dann haben wir eine deutlich erkennbare Mutation vor uns. Aber nicht immer muß der Sprung zwischen Mutterart und Mutation so groß sein. Es kann auch nur der Mittelwert eines Merkmals durch Mutation verschoben sein. Solche kleine Mutationen werden also nur bei sorgfältiger Untersuchung bemerkt werden. Sie sind aber besonders wichtig, weil sie zeigen, daß nicht das Aussehen oder die Größe, sondern einzig und allein die erbliche Konstanz die Mutation ausmacht[269]). Solche Mutationen sind z. B. in den Antirrhinum-Kulturen Baurs in großer Zahl aufgetreten, im Durchschnitt bestanden 2 Prom. seiner Sämlinge aus Mutanten. Eine machte sich z. B. darin geltend, daß an Stelle einer Blüte ein ganzer Zweig rein weiblicher Blüten sitzt und daß diese Blüten aus schraubig angeordneten Schuppen gebildet sind, von denen die äußeren mehr Kelch-, die inneren mehr Kronblattcharakter haben. Eine andere Mutation war durch eine getrenntblättrige Blumenknospe ausgezeichnet, eine dritte hatte grasartige schmale Blätter. Im ganzen hat Baur nicht weniger als 40 Mutationen bei Antirrhinum gefunden, und Morgan sowie seine Schule haben bei der Fliege Drosophila gar 100 festgestellt.

Wo solche Abänderungen näher studiert werden konnten, wo Vererbungsversuche mit ihnen ausgeführt worden sind, zeigte sich stets, daß die Mutation auf einer Veränderung eines Gens beruht, sei es nun, daß eine Anlage verschwindet (rezessiv wird) oder daß sie auftritt (dominant wird). Der letztere Fall ist bei weitem der seltenere. Und in der Regel treten die Mutationen als Heterozygoten auf; ein Merkmal also, das bisher etwa durch das Symbol NN dargestellt war, erweist sich jetzt als Nn. Es war also in der einen der verschmelzenden Gameten statt N ein n aufgetreten. Der Zufall kann es wollen, daß zwei Pflanzen mit nach n mutierten Gameten kopulieren; dann bekommen wir sofort homozygotische Mutanten. Es ist begreiflich, daß diese viel seltener auftreten als die Heterozygoten. In Baurs Versuchen z. B. waren es nur 0,05 Prom., während im ganzen, wie bemerkt, 2 Prom. Mutanten auftraten.

Entstehung der Mutationen. Es ist klar, daß eine Veränderung in der Erbsubstanz die Ursache der Mutationen sein muß; wenn die Chromosomentheorie richtig ist, wird man genauer sagen können; eine Veränderung in den Chromosomen. Ueber die Ursache solcher Veränderungen aber, die entweder in einem Verlust oder in einer Neuentstehung von Genen bestehen können, wissen wir noch nichts. Die Versuche, durch Gifte, hohe Temperatur, Radiumbestrahlung etc. Mutationen experimentell zu erzeugen, haben noch kein eindeutiges Resultat gezeitigt[270]). Mutationen künstlich herzustellen, hat sich vor allem G. Klebs bemüht[271]). Seine wichtigste Methode bestand darin, daß er die Hauptinfloreszenz der Versuchspflanze (vor allem Sempervivum Funkii) abschnitt und dadurch Blütenbildung in der Achsel sonst steriler Blätter herbeiführte. Diese nachträglich entstandenen Blüten zeigten nun eine Fülle höchst auffallender, abweichender Blüten, und es läßt sich nicht leugnen, daß auch die Sämlinge, die aus ihnen hervorgingen, atypische Blüten auf-

---

269) Vgl. Lehmann 1909 Zeitschr. f. Abstammungslehre **2** 145.

270) Goldschmidt Einführung 1920 S. 432. Baur Einführung 1921 S. 294.

271) Klebs 1909 Sitzber. Heidelb. Akad.

wiesen. Wie aber KLEBS selbst hervorhebt, ist damit eine Entscheidung, ob erbliche konstante Mutationen entstanden waren, keineswegs gefallen; man müßte das Verhalten der Deszendenz kennen, und über diese wissen wir leider nichts. Nach Analogie mit anderen Erfahrungen[272]) wird man vermuten dürfen, daß es sich um Modifikationen handelt; jedenfalls ist auch von echten Modifikationen bekannt, daß sie verhältnismäßig stark fixiert sein können und keineswegs sofort nach Aufhören ihrer Ursachen wieder der Norm Platz machen, sondern dies erst nach 1—2 Generationen tun.

Mutationen in der Natur. Der sichere Nachweis, daß es sich im Einzelfall um eine Mutation handelt, kann selbstverständlich immer nur im Experiment, beim Arbeiten mit reinen Linien erbracht werden. Aber auch für viele in der Natur gefundene Variationen ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß sie als Mutationen betrachtet

Fig. 48. Habitus von Chelidonium majus (*1*) und von Chelidonium laciniatum (*2*). Nach LEHMANN.

werden dürfen. Das älteste Beispiel ist Chelidonium laciniatum (Fig. 48), eine 1590 in Heidelberg plötzlich aufgetretene Form von Chelidonium majus, die zerschlitzte Laub- und Blütenblätter besitzt, und die sich seit ihrer ersten Entdeckung wohl mehrfach neugebildet hat und sich auch durch Samen erhält. 1763 wurde eine Form der Erdbeere beobachtet, die statt des dreizähligen ein einfaches Blatt besitzt; sie wird heute noch in botanischen Gärten kultiviert. Durch Mutation sind auch die gefüllten Blüten zahlreicher Pflanzen entstanden und ebenso die Verbänderungen (Fasziationen), die am bekanntesten bei der viel kultivierten Celosia cristata sind. Weiter sehr charakteristische Beispiele für Mutationen sind die strahlblütenlosen Kompositen (z. B. Matricaria discoidea); die stachellosen Abarten von Pflanzen, die sonst, z. B. an den Früchten, Stacheln tragen (Ranunculus arvensis inermis, Datura Tatula); die merkwürdige Capsella Heegeri, die bei Landau wild wachsend gefunden wurde, und aller Wahrscheinlichkeit nach eine Mutante von Capsella bursa pastoris

272) LEHMANN 1909 Z. f. ind. Abst. u. Vererbg.

darstellt. Auch die kronblattlose Nicotiana tabacum virginica apetala, die in einer Kultur von Klebs auftrat, gehört hierher. Viele solcher Mutationen sind nicht einmal, sondern mehrfach aufgetreten. Das Gleiche hat man bei den in Kulturen entstehenden Mutanten beobachtet. Alle diese Formen unterscheiden sich von den Mutterformen nur in einem einzigen Merkmal. Und in weitaus den meisten Fällen verhält sich dieses Merkmal bei der Kreuzung mit der Stammform rezessiv; doch fehlt es nicht an Mutanten, die sich als dominant erwiesen haben. Bei Selbstbestäubung bleiben die Mutanten unbegrenzt konstant.

Zahlreiche „Spielarten" unserer Gärten beruhen auf derartigen Mutationen in einem Merkmal. Dahin gehören nicht nur die schon genannten geschlitztblättrigen Formen, sondern auch die Rassen mit Trauerwuchs, Pyramidenwuchs, die schmalblättrigen, krausblättrigen und rotblättrigen Abarten. Man kann sagen, daß alle die Rassen, die wir bei unseren Kulturpflanzen ziehen, soweit sie nicht einer Bastardierung ihren Ursprung verdanken, durch Mutation entstanden sein dürften.

Auch auf vegetativem Weg können sich Mutationen bilden, indem etwa eine Seitenknospe abändert (Knospenmutation, „sports") oder ein Sektor am Vegetationspunkt die neue Eigenschaft annimmt. Baur berichtet von einem Melandrium album, das in dem Faktor für grün heterozygotisch (Xx) war, so daß es, mit anderen gleichartigen gekreuzt, eine Spaltung von 3 grünen (1 XX, 2 Xx) : 1 nicht grünen (xx) Pflanze ergab. An einer Xx-Pflanze trat nun aus unbekannten Gründen ein rein weißer Sektor auf, dessen ganze vegetative und sexuelle Deszendenz die Formel xx aufwies: Hier muß also wenigstens eine Zelle eine Mutation erlitten haben.

Vegetativen Mutationen verdanken vielleicht manche wohl bekannte Erscheinungen, wenigstens zum Teil, ihr Dasein. Viele Kulturpflanzen sind panaschiert[273]), d. h. sie besitzen neben rein grünen Stellen auch helle oder ganz weiße. So kann z. B. die gesamte „Haut" einer Pflanze farblos sein und einen grünen Kern umkleiden — oder es können auch sektorenweise gefärbte und ungefärbte Teile abwechseln. Wenn der Uebergang von einem Teil zum anderen ein plötzlicher ist, dann kann man vielleicht annehmen, daß bei irgendwelchen Zellteilungen ungleiche Derivate auftraten, deren Deszendenz ungleich geblieben ist. Je später in der Entwicklung diese ungleiche Teilung auftrat, desto kleiner wird der Bezirk sein, den im erwachsenen Zustand die Abänderung einnimmt. Ein sicheres Kriterium dafür, daß es sich hier um wirkliche Mutationen handelt, um irreversible Veränderungen im Chromosomenbestand, liegt nicht vor, und Küster vertritt im Gegenteil die Meinung, daß es sich um reversible Aenderungen handle, ähnlich wie auch gewisse bei Bakterien beobachtete „Mutationen" keine wahren Mutationen sind, sondern wieder zurückschlagen. Welcher Art nun aber diese Aenderungen sind, das wissen wir nicht. Die Untersuchungen von Konrad Noack[274]) lassen keinen Zweifel, daß bei weißrandigen Pelargonien keine bei der Zellteilung entstandenen Mutationen vorliegen, sondern daß gewisse Gewebekomplexe lange nach der Teilung durch irgendwelche Einflüsse in ihrem Chromatophorenbestand geändert werden.

273) Baur 1909 Z. f. ind. Abst. u. Vererbg. **1** 330. Küster 1919 Biolog. Zentralbl. **39** 212.
274) Noack 1922 Zeitschr. f. wiss. Bot. **61** 459.

An die Panaschierung schließen sich Verschiedenheiten im Anthocyangehalt u. ä. Erscheinungen an[275]).

Außer den besprochenen hat man auch andere Mutationen gefunden, die sich zum Teil weitgehend von diesen unterscheiden. Hier sei nur erwähnt, daß manchmal ein Mutant sich durch eine veränderte Anzahl von Chromosomen, z. B. durch Verdoppelung derselben, von der Mutterart unterscheidet, was sich dann äußerlich in allen Eigenschaften der Pflanze geltend macht. Solche Mutanten, nämlich tetraploide Formen, sind in DE VRIES' Oenothera-Kulturen von selbst aufgetreten, und WINKLER hat sie bei einem Solanum experimentell erzeugt. Eine besondere Kategorie von Mutation findet sich bei Oenothera Lamarckiana und einigen anderen Arten dieser Gattung. Historisch sind sie von besonderem Interesse, weil hier durch DE VRIES zum erstenmal exakt die Entstehung der neuen Formen beobachtet wurde. Aber echte Mutationen können wir heute diese Varianten schwerlich mehr nennen, da Oenothera Lamarckiana offenbar ein Bastard mit ganz besonderen Eigenschaften ist[277]). S. 111 wurde gesagt, daß die Bastardierung der einzige Weg sei, auf dem man eine Analyse der Erbfaktoren vornehmen könne. Das Hinzufügen einer abweichenden Erbmasse führt hier zu den geschilderten Reaktionen. Kann man das gleiche Ziel nicht auch auf anderem Wege erhalten? Auf dem Wege der P f r o p f u n g geht das nicht, denn hier bleiben, auch wenn eine „Chimäre" entsteht, doch die arteigenen Anlagen völlig voneinander getrennt, obwohl ja phänotypisch das Bild einer Vermischung entstehen mag. Bei einer großen einzelligen Pflanze, bei Phycomyces, ist es aber BURGEFF[278]) gelungen, die Protoplasten zweier distinkter Rassen zur Vereinigung zu bringen und somit in e i n e r Zelle die beiderlei Erbanlagen zu vereinigen. Das Produkt erinnert aber doch mehr an eine Chimäre als an einen sexuellen Bastard. Kernverschmelzungen fehlen eben hier, und so bestärkt uns dieses Objekt nur in Ueberzeugung, daß die Chromosomentheorie (S. 122) richtig ist.

Aber vielleicht verspricht die entgegengesetzte Methode, statt etwas zuzufügen, etwas w e g z u n e h m e n, auch Erfolge. In der Tat, wenn es gelänge, Stücke des Kernes, einzelne Chromosomen zu entfernen, dann müßte eine tiefgreifende Aenderung, eine gewaltige Mutation zu erzielen sein, vorausgesetzt, daß der Organismus überhaupt lebensfähig bleibt. BOVERI[279]) hat bei Seeigeln durch einen Kunstgriff eine Befruchtung der Eizelle durch zwei Spermatozoen bewirkt. Statt $2 \times 18 = 36$ Chromosomen enthält dann ein solches Ei $3 \times 18 = 54$ Chromosomen und diese werden bei der ersten Teilung in 4 Zellen nach den Gesetzen des Zufalls verteilt. So resultieren Zellen mit allen Chromosomen, aber auch Zellen mit unvollständigem Chromosomensatz und die weitere Entwicklung lehrt, daß die letzteren nicht existenzfähig sind, daß also $^1/_4$, $^1/_2$ oder $^3/_4$ des Embryos zugrunde geht. Die Versuche sind ein schlagender Beweis für die V e r s c h i e d e n h e i t d e r C h r o m o s o m e n, lassen aber keine weitere Ausdeutung zu, da wir keinen Einfluß auf die Ver-

275) KÜSTER 1917 Flora **110**; 1919 „Monatshefte **12**.
276) WINKLER 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 417; Zeitschr. f. Abst. u. Vererbg. (Dtsch. Ges. f. Vererbg. S. 16).
277) E. LEHMANN 1922 Die Theorien der Oenotheraforschung. Jena.
276) BURGEFF 1914/15 Flora **107** 259, **108** 353.
279) GOLDSCHMIDT s. 261 S. 191.

teilung der Chromosomen gewinnen können. Auf botanischem Gebiet liegen ähnliche Erfahrungen nicht vor.

Nicht mendelistische Vererbung. Zum Schluß erhebt sich die Frage, ob die Chromosomen die Träger aller Erbfaktoren sind, oder ob auch im Cytoplasma etc. solche vorkommen. Wenn das letztere der Fall wäre, müßte man erwarten, daß sie eine Vererbung ohne Spaltung bedingen. In der Tat kennen wir solche Vorkommnisse.

Correns hat eine weißgelb gescheckte Mirabilis Jalapa studiert, die in ihren vegetativen Teilen stark abändert, indem sie neben grünen und rein weißen auch gescheckte Zweige macht. Eine Blüte, die an einem grünen Ast auftritt, hat stets grüne Deszendenz, eine Blüte des gescheckten Astes stets gescheckte Deszendenz, ganz gleichgültig, ob der Blütenstaub von der Blüte eines grünen, gescheckten oder ganz weißen Astes herrührt. Von Spaltung ist keine Rede und die Vererbung erfolgt ausschließlich durch die Mutter. Man wird annehmen, daß das Protoplasma der Eizelle hier der Ueberträger der Eigenschaft ist, und diese macht ja stark den Eindruck einer Krankheit. In ähnlicher Weise zeigen andere Fälle von Buntblättrigkeit Vererbung, die weit von der mendelistischen abweicht, doch läßt sich heute noch wenig über diese Erscheinung sagen. Auch Renner[280]) hat neuerdings einige Erfahrungen an Oenotheren mitgeteilt, die für eine Uebertragung von Genen durch das Protoplasma von Eizellen und Spermazellen sprechen.

Schluß. Sind nun die Anlagen oder Gene, die wir in die Chromosomen verlegen, identisch mit der spezifischen Struktur einer Pflanze? Nach Klebs trifft das keineswegs zu; er hält die „Gene" für eine unnötige Einschaltung zwischen der spezifischen Struktur und den inneren Bedingungen. Er sucht nachzuweisen[281]), daß sie keine Einheiten sein können und daß sie nicht ausreichen zur Erklärung der Tatsachen. Deshalb bekämpft er die Lehre von den Genen. Allein die Forschung ist über den Einspruch von Klebs hinweggegangen: die Annahme von Genen ist uns heute so wichtig für die ganze Vererbungslehre, wie die Atomtheorie für Physik und Chemie; sie ist eine der fruchtbarsten Arbeitshypothesen, die es gegeben hat. Dagegen ist die rein logische Konstruktion einer spezifischen Struktur ohne jeden Einfluß auf die Wissenschaft geblieben. So wollen wir gar nicht untersuchen, ob dieser Begriff, der in gleicher Weise für die einfachsten chemischen Verbindungen wie für den komplizierten Organismus gelten soll, wirklich klar und einwandfrei ist. Für uns genügt die Annahme von Genen. Von ihnen hängt die Fähigkeit der Pflanze, etwas zu leisten, also die Potenz, ab. Sie sind auch imstande, sich zu ändern, also Mutationen zu bilden, während die spezifische Struktur nach Klebs[282] etwas Unabänderliches ist, also auch schon alle eventuellen Mutationen in sich schließt.

280) Renner Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbg. 1922 **27** 235.
281) Klebs 1905 (s. 259) S. 300.
282) Klebs 1905 (s. 259) S. 317. Hier wird ausgeführt, daß bei einer Mutation sich nur „das Verhältnis der Potenz zur Außenwelt" geändert habe. 1904 (Biolog. Centrbl. **24** 291) hatte Klebs noch eine Veränderungsfähigkeit der spezifischen Struktur bei der Artbildung postuliert.

3. Kapitel.

Der Entwicklungsgang.

Bei Besprechung der Ursachen des Wachstums und der Gestalt wurden einzelne Organe in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren betrachtet. Allein auch die Aufeinanderfolge der Organe im Laufe der Individualentwicklung ist eine gesetzmäßige. Und doch zeigt sich wieder, daß der Entwicklungsgang nicht streng fixiert, sondern variabel ist. Schon Beobachtungen in der Natur, erst recht aber das Experiment ergeben mannigfache Abänderungen vom Gewohnten. Aufgabe der Entwicklungsphysiologie ist es nun, die Pflanze zu möglichst vielseitiger Abänderung zu zwingen, die Entwicklung also zu beherrschen und damit Einblick in ihre Ursachen zu bekommen.

Auch von einem anderen Gesichtspunkt aus empfiehlt sich die Betrachtung des Entwicklungsganges im Zusammenhang. Zwar läßt sich schließlich alles bei Behandlung der einzelnen Faktoren sagen, denn jeder Zustand ist durch innere und äußere Faktoren bedingt; aber häufig wirkt eine Mehrzahl von Faktoren und oft ein Wechsel von Faktoren. So würde Zusammengehöriges zerrissen, was in diesem Kapitel zusammen behandelt werden kann.

Andererseits hat sich auch gezeigt, daß Vorgänge, die scheinbar einfach sind, aus Teilprozessen bestehen. Zweifellos ist es eine der wichtigsten Aufgaben der Entwicklungsphysiologie, die Vorgänge in Einzelprozesse zu zergliedern, indem sie deren verschiedene Abhängigkeit von Außenbedingungen studiert.

Eine vollständige Behandlung aller Entwicklungsprozesse wird nicht angestrebt. Schon deshalb nicht, weil oft weite Gebiete der Entwicklung zum Teil nur Fragen, aber noch keine Antworten bieten.

1. Ruhezeit und Entwicklungsbeginn.

Ruhezeiten finden sich sehr häufig in den Entwicklungsgang der Pflanzen eingeschaltet. Man kennt ebensowohl völlige Ruhe, bei der mit dem Schwinden des Wassers alle Tätigkeit aufhört, als auch partielle Ruhe, z. B. Sistierung des Wachstums bei Fortbestehen der Stoffwechselvorgänge, insbesondere der Atmung. Völlige Ruhe (latentes Leben) kann man bei Sporen und Samen sehen, partielle Ruhe bei den Knospen unserer Bäume im Winter und bei unbefruchteten Eizellen. Von den Ursachen des Eintretens der Ruhe wird an anderer Stelle zu sprechen sein. Hier ist nur von der Aufhebung der Ruhe die Rede, mit der die Entwicklung zu beginnen pflegt.

Samen. Die Samen enthalten eine Fülle von Nährstoffen, die der Embryo zum Wachsen nötig hat, es fehlt ihm oft nichts als Wasser. In der Tat gibt es Samen, die jederzeit nach Wasserzufuhr anfangen, die Enzyme zu bilden, die zur Aktivierung ihrer Reserven und demnach für das Wachstum nötig sind. Aber es wäre falsch, zu glauben, daß allgemein Wasserzufuhr zur Weckung aus der Ruhe genügt; vielmehr hat sich gezeigt, daß manche Samen unmittelbar

nach ihrer Fertigstellung überhaupt nicht keimfähig sind; sie müssen erst nachreifen. (Samen der Esche, Hainbuche und Zirbel[1]), die erst im Jahr nach der Reife zu keimen pflegen.) Manchmal[2]) muß der Embryo, der im reifen Samen noch klein und ungegliedert ist, erst heranwachsen. Bei der Esche aber[3]) ist zwar der Embryo im Samen von typischer Gestalt, wächst aber auch noch vor der Keimung. Gewisse Pomaceen[4]) reifen erst im Laufe von etwa 90 Tagen völlig nach, und es hat sich gezeigt, daß hier chemische Metamorphosen der Reservestoffe und Enzyme sich langsam vollziehen, die z. B. durch Zusatz von $^1/_{1000}$ n-Essigsäure schon in 14 Tagen erzielt werden können. Zu den angeführten Nachreifungsvorgängen ist eine Quellung des Samens nötig, andere Samen reifen aber auch im trockenen Zustand nach[5]).

Sehr häufig verhalten sich die einzelnen Samen einer Ernte recht verschieden, indem einzelne sofort, andere erst nach Jahren keimen („Trotzer"). Ein sehr weitgehender bis zu 7 Jahren gehender Keimverzug[6]) ist bei Euphorbia cyparissias, ein mehr als 8-jähriger bei der Esche beobachtet. Die Ursache liegt manchmal an der Samenschale, deren Quellungsfähigkeit und Durchlässigkeit für Wasser, Sauerstoff usw. individuell verschieden ist. Entfernung der Schale, Lösung ihrer Außenschicht in Schwefelsäure, Behandlung mit Alkohol, der dem Wasser den Weg bahnt, Anbringen kleiner Risse können dann den Keimverzug aufheben; de Vries[7]) bringt „Trotzer" durch Wassereinpressen bei 6—8 Atmosphären zur Keimung. Es fehlt auch nicht an Samen, die trotz Wasserdurchtränkung erst nach einer gewissen Zeit keimen. Dies trifft z. B. für Viscum album zu[8]) und für die Samen vieler Wasserpflanzen[9]); von letzteren wird alsbald noch zu reden sein.

Sehr merkwürdig und noch ganz ungeklärt ist die öfter festgestellte Tatsache, daß die Nachkeimungen immer in dieselbe Jahreszeit fallen. Bei Alectorolophus hirsutus hat Sperlich[10]) gefunden, daß der Same 5 Monate nach Loslösung von der Pflanze zu Beginn des Winters keimfähig wird und diese Keimfähigkeit einige Monate lang behält. Im April sinkt dann der Same, soweit er nicht gekeimt hat, in den Zustand der Keimunfähigkeit zurück und erlangt — gleichgültig ob trocken oder feucht aufbewahrt — erst im nächsten November wieder Keimfähigkeit.

Daß auch das Licht, dem man früher keine oder gar schädliche Wirkung auf die Keimung zuschrieb, für diese nötig sein kann, ist erst in neuerer Zeit erkannt worden[11]). Solche Lichtkeimer sind in Kapitel 2, 2 aufgezählt. Eingehende Unter-

1) Kienitz 1880 Bot. Cbl. **1** 53.
2) Beispiele bei Findeis 1917 Sitzber. Wiener Akad., math.-nat. Kl. I **126** 77.
3) Lakon 1911 Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. **9** 285.
4) Ekerson 1913 Bot. Gaz. **55** 286.
5) Atwood 1914 Bot. Gaz. **57** 386.
6) Lehmann Naturw. Wochenschr. 1914. Rose 1919 (Bot. Gaz. **67**.) Zeitschr. f. Bot. **12** 650.
6) A. Winkler 1883 Ber. Bot. Ges. **1** 452.
7) de Vries 1915 Biol. Cbl. **35** 161.
8) Heinricher 1912 Sitzber. Wien. Akad. (I) **121** 573.
9) Fischer 1907 Ber. Bot. Ges. **25** 108.
10) Sperlich 1919 Sitzber. Akad. wiss. Wien **128** 1 S. 379 u. 477.
11) Jönsson 1883 Lunds Univ. Aarskrift **29**.

suchungen zahlreicher Autoren, auf die im einzelnen nicht einzugehen ist, haben aber gezeigt, daß die Lichtwirkung vielfach durch andere Faktoren ersetzt werden kann, so daß es vielleicht gar keine Samen gibt, die ganz obligate Lichtkeimer sind. So hängt die Notwendigkeit der Lichtzufuhr z. B. ab[12]) vom Stadium der Nachreife, von der Höhe der Temperatur, von einem mehrfachen Temperaturwechsel und vor allem von der Gegenwart von Stoffen im Keimsubstrat, von denen die Nitrate und Säuren genannt sein mögen. Die als besonders lichtbedürftig geltenden Samen der Gesneraceen z. B. können im Dunkeln weder durch hohe Temperatur noch durch Temperaturwechsel, wohl aber durch Einwirkung von Nitraten zur Keimung gebracht werden. Ranunculus sceleratus keimt nur bei Temperaturwechsel, und zwar sowohl am Licht wie im Dunkeln. Veronica longifolia keimt am Licht auch bei niedriger Temperatur, im Dunkeln nur bei hoher Temperatur oder bei Temperaturwechsel. Poa pratensis endlich verhält sich am Licht ebenso, kann aber im Dunkeln nur unter Temperaturwechsel keimen. Ein gutes Beispiel für die keimungsfördernde Wirkung des Temperaturwechsels bietet Primula elatior[13]), deren Samen unter natürlichen Bedingungen im zweiten Jahre zu 100 Proz. keimten, während sie bei annähernd konstanter Temperatur 8 Jahre durchaus im Ruhezustand verblieben.

Daß Säuren die Keimung mancher Wasserpflanzen erst ermöglichen, hat Alfred Fischer[13a]) zuerst gezeigt. Wenn auch in Einzelfällen eine Wirkung der Säure auf die Membran wahrscheinlich ist, dürfte sie in anderen Fällen doch erst im Innern der Samen zur Geltung kommen. Tatsächlich haben Lehmann und Ottenwälder[14]) gezeigt, daß auch Samen von Landpflanzen, die unter bestimmten Bedingungen nur am Licht keimen, bei Säureeinwirkung Dunkelkeimer werden. Auch die Einwirkung von Enzymen, insbesondere proteolytischen Enzymen, kann nach den gleichen Autoren zur Keimung führen. — Somit bleibt von dem Begriff „Lichtkeimer" nicht mehr viel übrig, und von den „Dunkelkeimern" (vgl. S. 43) gilt Aehnliches. — Auf die Keimungsbedingungen der Sporen niederer Pflanzen und der Pollenkörner soll hier nicht eingegangen werden.

Knospen. Die Ruheperiode der Knospen, wie sie insbesondere bei den Winterknospen der einheimischen Bäume entwickelt ist, unterscheidet sich in mancher Hinsicht von der der Samen. Der Samen verliert bei der Reife das Wasser, er wird lufttrocken, die Knospe dagegen hat immer einen größeren Wassergehalt. Im Samen ruhen dementsprechend alle lebenswichtigen, chemischen Veränderungen, in der Knospe gehen sie, wenn auch der Intensität nach gemäßigt, weiter. Vor allem atmen die Knospen während der Ruhe, während im ruhenden Samen die Atmung stillgelegt ist. Die Aufhebung der Ruhe muß also bei den Knospen in anderer Weise erfolgen als bei den Samen. Schon die Beobachtung in der Natur lehrt, daß die Zunahme der Temperatur im Frühjahr die Hauptrolle bei der Wiederaufnahme des Knospenwachstums spielt, sieht man doch je nach den

12) Lehmann 1915 Zeitschr. f. Bot. **9** 560. Ottenwälder 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 785.

13) Dorph-Petersen 1910 nach Schroeder 1920 Nat. Wochenschr. N. F. **19** 52.

13a) A. Fischer in 9. Crocker u. Davis 1914 Bot. Gaz. **58** 285.

14) Lehmann u. Ottenwälder 1913 Biochem. Zeitschr. **50**.

Temperaturverhältnissen des Frühjahrs das Austreiben der Frühlingsflora im einzelnen Jahre um Wochen früher oder später eintreten. Ebenso lehrt aber schon die Beobachtung, daß die Ruheperiode nicht etwa einfach durch eine zu niedrige Temperatur verursacht wird. Sie beginnt ja schon im Sommer, zu einer Zeit, wo die Temperatur wesentlich höher ist als beim Austreiben der Knospen im Frühjahr. Somit müssen also in den 6—10 Monaten, die vom Zeitpunkt der Anlage bis zum Austreiben der Knospen verstreichen können, tiefgreifende Aenderungen in der Knospe erfolgen. In der Tat hat die experimentelle Forschung ergeben, daß diese Ruheperiode[15]) keine gleichmäßige ist, sondern in den ausgesprochensten Fällen drei Abschnitte unterscheiden läßt: die Zeit der Vorruhe, in der die beginnende Ruhe verhältnismäßig leicht dem Wachstum wieder weicht, auf der anderen Seite die Nachruhe, in der die Ruhe zu Ende geht. Beide können durch eine mehr oder weniger lange Mittelruhe getrennt sein, die sich durch große Festigkeit auszeichnet. Zahlreiche Bäume und auch Stauden lassen sich demnach etwa von Dezember ab einfach durch Erhöhung der Temperatur leicht zum „Treiben“ bewegen, und solches Frühtreiben hat ja für den Gärtner die allergrößte Bedeutung. Es soll aber auf diese Erscheinung erst bei Besprechung der Periodizität (Kap. 3, 10) näher eingegangen werden.

Aehnlich wie bei Bäumen und Stauden werden auch die Winterknospen der Wasserpflanzen aus der Ruhe erweckt. Bei Hydrocharis morsus ranae hat Wisniewski[16]) gezeigt, daß Licht zum Treiben nötig ist, so daß im Dunkeln (also auch bei hoher Temperatur) keine Knospenentfaltung erfolgt. Wohl aber läßt sich die Ruhe auch im Dunkeln durch Verwundung überwinden. Interessanterweise wirkt sie aber nur auf die jungen Blattanlagen der Knospe ein, während die älteren auch jetzt noch in Ruhe verharren.

2. Wachstum und Zellteilung.

Das in Gang gesetzte Wachstum ist zunächst einmal in bezug auf die Tätigkeit der Zellen zu betrachten. Handelt es sich um Sporen, so liegt überhaupt nur eine Zelle vor; an komplizierten Vegetationspunkten der Samen und Knospen aber sind in der Regel zahlreiche Zellen gegeben, die gleichartig und gleichzeitig tätig sind. Nur selten beobachtet man für lange Zeit ein gleichmäßiges Wachsen. So wachsen die Zellen der Alge Vaucheria oder des Pilzes Saprolegnia, und durch dauernd günstige Ernährung gelingt es z. B. gerade bei Saprolegnia das Spitzenwachstum eines Schlauches unbegrenzt weiter zu leiten. In der Regel wird freilich hinter der wachsenden Spitze eine neue seitliche sich bilden, es wird also eine Verzweigung eintreten, die an dieser Stelle nicht zu erörtern ist. Meist aber folgt auch auf jede Verlängerung einer Zelle eine Teilung, so daß das Maß einer Zelle bei einer bestimmten Pflanze nur innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Diese verschieben sich aber im Laufe der Entwicklung und können durch experimentelle Eingriffe noch mehr erweitert werden. Am Vegetationspunkt pflegen die Zellteilungen rasch

15) Johannsen 1900 Das Aetherverfahren beim Frühtreiben. Jena. 1913 „Ruheperioden“ in Handwörterbuch d. Naturw. 8 514.

16) Wisniewski 1912 Bull. Acad. Cracovie, math.-nat. Classe B 1045.

zu erfolgen, später werden sie seltener, schließlich hören sie ganz auf, während das Wachstum noch andauert. — Wodurch wird die Zellgröße bestimmt? Der erste Eindruck ist der, daß nach einem gewissen Wachstum der Zelle die Teilung erfolgt. Dabei könnte es sich vor allem um die Bildung von Protoplasma handeln. Dementsprechend könnte die Teilung in den plasmareichen Meristemzellen erfolgen, wenn diese noch klein sind, während später in den plasmaärmeren Zellen die Teilungen seltener werden. Allein eine vergleichende Betrachtung verschiedener Pflanzen zeigt, daß diese Verknüpfung des Wachstums mit der Teilung keineswegs allgemein ist. So kennen wir Beispiele genug, bei denen ohne Wachstum oder erst nach Abschluß des Wachstums die Zellteilung einsetzt. Im Anschluß an die Bezeichnungsweise der Zoologen kann man da von „Furchung" sprechen. Eine solche findet sich z. B. bei der Keimung mancher Lebermoossporen, und die Zellsegmente der Sphacelariaceen wachsen zuerst völlig aus und zerfallen dann in immer kleiner werdende Zellen. Auch experimentell läßt sich Wachstum und Teilung unter Umständen trennen, so z. B. bei den Prothallien von Pteris, wo es Klebs gelungen ist (vgl. S. 48), lange einzellige Schläuche von mehr als 100facher normaler Länge durch Beleuchtung in rotem Licht zu erhalten, also die Teilung ganz zu unterdrücken, während umgekehrt durch blau-violettes Licht das Wachstum sistiert wird, die Teilung aber fortdauert. Damit sind zwei für gewöhnlich gekoppelte Vorgänge als von verschiedenen Außenfaktoren abhängig erwiesen.

Bei niederen Organismen bleiben alle Zellen dauernd teilungsfähig, bei höheren tritt eine Differenzierung ein: in somatische Zellen einerseits, embryonale andererseits. Typisch somatische Zellen verlieren die Teilungsfähigkeit mit dem Alter immer mehr, embryonale behalten sie dauernd. Der Uebergang vom embryonalen zum somatischen Zustand erfolgt ganz allmählich, und auch dann, wenn er völlig abgeschlossen ist, lassen sich somatische Zellen oft durch besondere Reize von neuem zum Wachstum und zur Teilung veranlassen. Das von ihnen ausgehende Wachstum wird S. 147 (Restitution) zu besprechen sein; hier kann nur von den Teilungen die Rede sein. Solche sind z. B. auch schon bei der Gallbildung erwähnt worden, wo meist sehr deutlich zu erkennen ist, daß die Wiederaufnahme der Teilungsfähigkeit, die Rückkehr zum meristematischen Zustand, um so leichter erfolgt, je jünger die vom Reiz betroffene Zelle ist. Daß bei den Gallen neben Verwundung wahrscheinlich chemische Beeinflussung eine Rolle spielt, wurde hervorgehoben. Auch reine Verwundung aber führt sehr allgemein zur Wiederherstellung der Teilungsfähigkeit bei „ausgewachsenen" Zellen.

Wie Haberlandt[17]) neuerdings gezeigt hat, hängt auch bei jeder gewöhnlichen Verwundung die Teilung von chemischen Reizen ab. Es entstehen nämlich aus den verwundeten Zellen irgendwelche, nicht näher bekannte Stoffe, die beim Eindringen in die der Wunde benachbarten Zellen die Teilung veranlassen. Sorgt man dafür, daß diese Wundstoffe nach Möglichkeit entfernt werden, so kann man die Teilungen ganz oder fast ganz verhindern. So zeigt z. B. Fig. 49 B Zellen des Kohlrabi nahe der Wunde, wobei die

17) Haberlandt 1921 Beitr. z. allg. Bot. 2 1.

Wunde sorgfältig abgespült war: es sind nur ganz wenig Teilungen aufgetreten. Zum Vergleich sind in Fig. 49 A die Zellen aus der Nachbarschicht einer nicht abgespülten Wunde und in C einer Wunde, die mit einem Brei zerquetschter Zellen bedeckt war, abgebildet; im letzten Fall hat die Zahl der Teilungen noch bedeutend zugenommen gegenüber B. Ein Brei aus anderem Gewebe, z. B. der

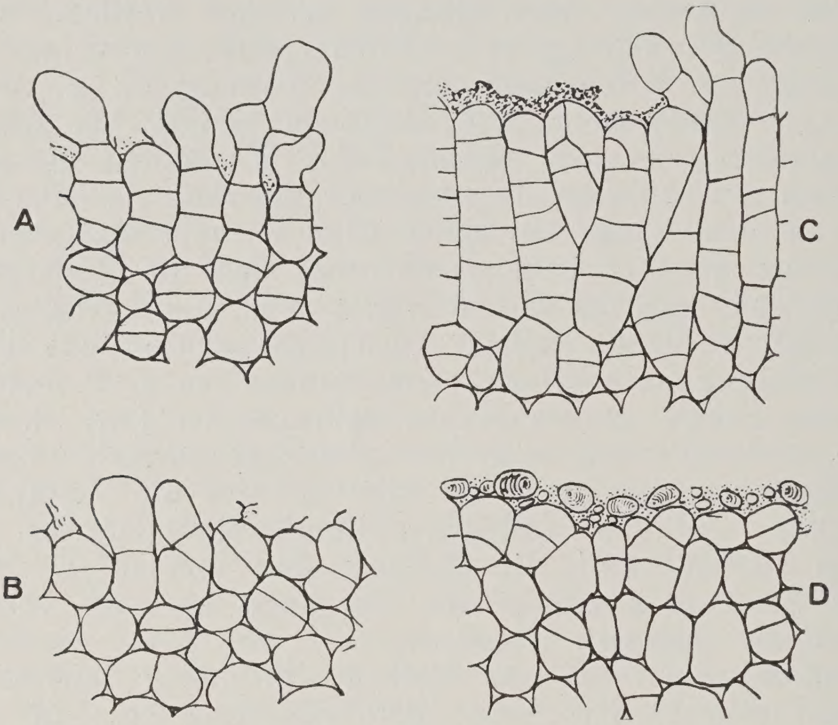


Fig. 49. Zellteilungen unter der Wundfläche einer Kohlrabiknolle. Nach Haberlandt. *A* Wundfläche n i c h t abgespült. *B* Wundfläche mit Wasser abgespült. *C* Wundfläche mit Kohlrabibrei bedeckt. *D* Wundfläche mit Kartoffelbrei bedeckt.

Kartoffel, ist unwirksam (Fig. 49 D). Daß wirklich solche Wundstoffe, und nicht etwa die Kontinuitätstrennung von der Nachbarzelle die Teilungen herbeiführe, konnte Haberlandt sehr schön bei

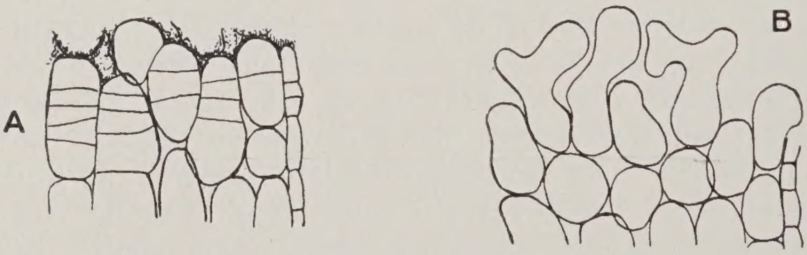


Fig. 50. Zellen aus dem Blatt von Sedum spectabile. *A* Zellteilungen unter einer Schnittfläche. *B* Callusblasen auf eine Rißfläche. Nach Haberlandt.

gewissen Crassulacceenblättern zeigen, wo ein Schnitt zu Teilungen führt, ein Durchtrennen (Durchreißen) o h n e V e r l e t z u n g von Zellen zwar ein Wachstum, aber keine Teilung bewirkt (Fig. 50). Sehr auffallend ist auch der Erfolg einer Amputation von Haaren; bei Coleus z. B. (Fig. 51) treten unter der getöteten Zelle zahlreiche Teilungen auf.

Zur Entstehung der Wundstoffe ist indes gar nicht immer eine Abtötung von Zellen nötig; oft genügt schon eine starke mechanische

Inanspruchnahme, so z. B. bei Haaren eine starke Biegung, um die affizierten Zellen zur Teilung anzuregen. So hat HABERLANDT in den Haaren von Saintpaulia neben den durch Abreiben der Blätter leicht beschädigten, aber durchaus noch lebendigen Zellen Teilungen beobachtet; ähnliche Erfahrungen hat er auch an Haaren und an gewöhnlichen Epidermiszellen von Pelargonium (Fig. 52) gemacht.

Neben der Verwundung hat HABERLANDT schon früher durch andere Eingriffe Teilungen ausgewachsener Zellen erzielt[18]): durch Plasmolyse und darauf folgende Deplasmolyse. Er deutet neuerdings diese Erfolge in der Weise, daß er annimmt, gewisse in der Zelle präexistierende Reizstoffe hätten ihrer geringen Konzentration wegen nicht zur Teilung geführt; durch die Plasmolyse sind sie konzentriert worden, und sie führen, je länger die Plasmolyse dauert, zu um so deutlicherem Resultat. Oft handelt es sich übrigens hier gar nicht um wirkliche Teilungen, sondern lediglich um teilungsähnliche Membranen. Man wird doch wohl auch für diesen Erfolg der Plasmolyse am ersten eine Schädigung durch die Zerreißung der peripheren Plasmaschichten verantwortlich machen.

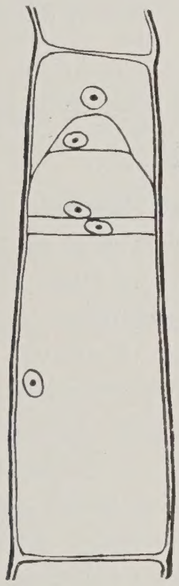


Fig. 51. Zellteilung in einem amputierten Haar von Coleus Rehneltianus. Nach HABERLANDT.

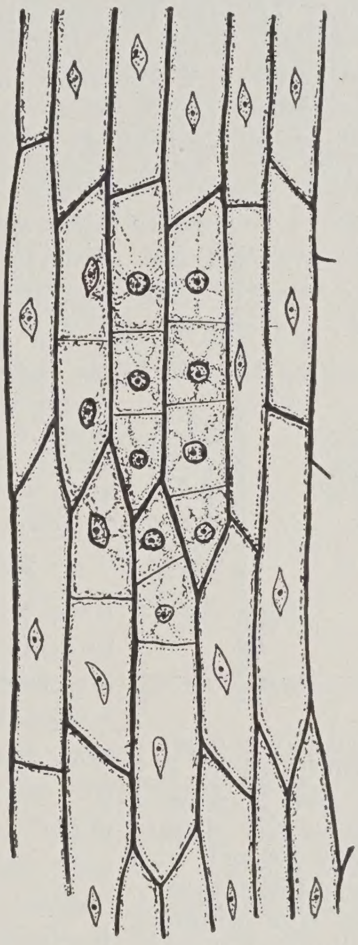


Fig. 52. Pelargonium zonale. Epidermiszellen einer abgeriebenen Infloreszensachse, die sich geteilt haben. Keine Zelle abgestorben. Nach HABERLANDT.

An ausgeschnittenen Gewebestücken der Kartoffel bemerkte HABERLANDT, daß die Restitutionen, die mit Teilungen des Parenchyms beginnen, stark von der Gegenwart von Gefäßbündeln, insbesondere Siebröhrensträngen abhängen[19]). Auch GOEBEL[20]) hatte schon gezeigt, wie wichtig die Gegenwart von Gefäßbündeln für die Restitutionen sind. HABERLANDT konnte nun auch an siebröhrenfreiem Parenchym Teilungen bekommen, wenn er ihm ein anderes Stück, das Siebröhren führte, auflegte. Möglich, daß in den Siebröhren besondere Stoffe vorhanden sind (Oxydasen? Diastasen?), möglich aber auch, daß hier die Verwundungsstoffe besonders reichlich entstehen.

Manchmal fand HABERLANDT nicht in nächster Nähe der Wunden, sondern erst in tieferen Schichten Teilung. Die Deutung, die er diesem Befund gibt:

18) HABERLANDT 1913—1914, 1919, 1920 Sitzber. Berl. Akad., physik.-math. Kl.

19) Aehnliche Beobachtungen bei LAMPRECHT Beitr. z. allgem. Bot. 1 353.

20) GOEBEL 1908 Exper. Morphologie S. 163. Leipzig.

die Wundstoffe wirkten unmittelbar an der Wunde in so hoher Konzentration, daß statt einer „Reizung“ eine „Ueberreizung“ eintrete, bedarf noch dringend der Begründung.

Die Natur der wirksamen Stoffe ist noch wenig geklärt. Man kann nicht mit Preßsaft beliebiger Herkunft bei allen Pflanzen Teilung erzielen; doch liegt auch nicht etwa eine streng spezifische Wirkung vor. Manchmal versagt ein Saft bei nah verwandten Pflanzen, während er bei entfernter stehenden Teilung herbeiführt. Daß es sich nicht um weit verbreitete Stoffe, wie Asparagin, Leucin oder Traubenzucker, handelt, ist sicher.

Haberlandt glaubt diese unbekannten Stoffe den tierischen Hormonen vergleichen zu dürfen und nennt sie demnach Wundhormone. Daß eine wesentliche Eigenschaft der tierischen Hormone darin liegt, vom Blut durch den ganzen Körper übertragen zu werden, ist bekannt. Selbstverständlich fällt diese Uebertragung bei der Pflanze weg.

Im übrigen wird der Begriff Hormone von den Tierphysiologen [21]) nicht einheitlich gefaßt. Wenn man selbst typische Endprodukte des Stoffwechsels, wie Kohlensäure, Hormone nennt, dann können selbstverständlich auch die Wundstoffe Hormone genannt werden. Unter der Voraussetzung freilich, daß sie wirklich von der Pflanze gebildet werden und nicht etwa von Bakterien herrühren. Wer die Hormone enger fassen will, und ihnen eine spezifische morphologische Wirkung zuschreibt, wird vielleicht Zweifel hegen, ob die Wundstoffe ihnen einzureihen sind, denn es ist von ihnen noch keineswegs ausgemacht, ob sie spezifisch auf Zellteilung hinarbeiten. Es ist doch nicht ausgeschlossen, daß sie weiter nichts als Gifte sind. Tatsächlich kann durch Gifte, wie z. B. Kupfersulfat, auch eine Teilung alter Zellen herbeigeführt werden [22]) und andere Gifte, wie Aether, Azetylen, die als Treibmittel bekannt sind, wirken schließlich doch auch teilungsfördernd. Solche Stoffe [23]) wird aber wohl niemand gerne als Hormone bezeichnen.

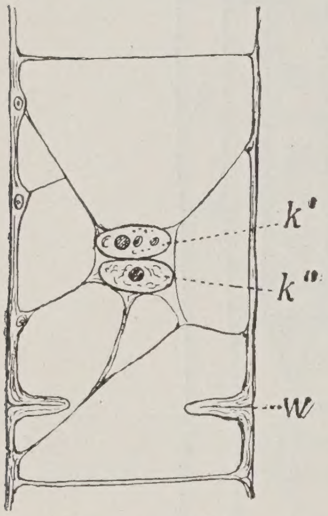


Fig. 53. Zellteilung einer ätherisierten Spirogyra. *k'* und *k''* die zwei Tochterkerne, die in die obere größere Zelle gehen; *W* die noch unvollkommene Wand, die eine untere kleinere Zelle abschnüren wird. Aus Küster.

Zellteilung und Kernteilung. Gewöhnlich wird die Zellteilung durch die Kernteilung eingeleitet und es entsteht die junge Zellwand, so wie S. 14 geschildert, simultan oder sukzedan in den Spindelfasern des Kernes. Manchmal aber folgt auf die erste Kernteilung gleich die zweite, so daß vier Zellen auf einmal in einer Mutterzelle entstehen. Endlich kann sich auch die Membranbildung noch mehr verspäten, indem zunächst eine große Anzahl von Kernen auf karyokinetischem Wege gebildet wird und dann erst die Scheidewandbildung erfolgt. Auch in diesem Fall der Vielteilung bilden sich die jungen Zellmembranen in den Spindelfasern; und da hier wie auch schon bei der Vierteilung die bei der Kernteilung auftretenden Spindelfasergruppen nicht ausreichen, bilden sich vor der Wandbildung noch neue aus.

Trotz dieser engen Verknüpfung, die Kernteilung und Zellteilung für gewöhnlich aufweisen, zeigt doch Beobachtung sowohl wie Experiment, daß die Zellteilung auch unabhängig von der Kernteilung eintreten kann. Zunächst ist auf die vielkernigen Zellen zu verweisen. Bei Cladophora wächst die junge Zellwand, genau wie bei einer Spirogyra, in die Mitte der Zelle ringförmig hinein, und

---

21) Biedl 1911 Verhandl. d. Ges. d. Naturforscher Leipzig.
22) Winkler 1902 Bot. Ztg. **60** II 263.
23) Magnus 1914 Entstehung der Pflanzengallen S. 146, hierzu Haberlandt (17) S. 4.

doch fehlen hier alle Beziehungen zu Spindelfasern vollkommen. Experimentell aber ist es geglückt[24]), Spirogyra während des Teilungsvorganges durch Abkühlung, Aetherisierung oder auch durch Zentrifugalkräfte so zu beeinflussen, daß die beiden Kerne in eine Tochterzelle gelangen, während die andere kernfrei bleibt; die Scheidewand aber tritt in ganz normaler Weise auf (Fig. 53).

Richtung der neuen Wand. Die Fächerung der Mutterzelle vollzieht sich in einer ganz bestimmten Weise, deren Gesetzmäßigkeit schon von Hofmeister und Sachs wenigstens teilweise erkannt worden ist. Richtiger wurde dann der Tatbestand durch Errera und Berthold dargestellt[25]). Beide Autoren fanden, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die neue Wand der alten in derselben Weise aufsitzt, wie es eine dünne Lamelle von Seifenlösung tun würde. Die Gesetze der Anordnung von Flüssigkeitslamellen sind eingehend studiert, und man weiß, daß diese immer sogenannte Minimalflächen darstellen. Spannt man etwa in einem kubischen Rahmen eine Seifenlamelle in der Richtung der Diagonale (Fig. 54 *1*) aus, so wird dieselbe sich so lange verschieben, bis sie eine Fläche minimae areae ist, d. h. in diesem Falle, bis sie den Würfel in zwei Parallelepipeda zerlegt hat (*2*). Spannen wir in demselben Würfel eine Lamelle stark der einen Wand genähert und dieser parallel, so

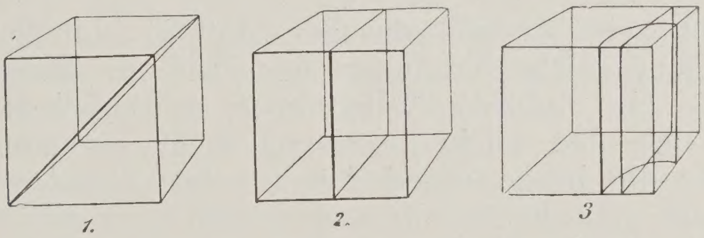


Fig. 54. Zum Teil nach Bertholds Protoplasmamechanik.

verschiebt und krümmt sich dieselbe so lange, bis sie eine Kante des Würfels abgeschnitten hat (Fig. 54 *3*). In ähnlicher Weise treten nun in den Pflanzenzellen bald ebene, bald gekrümmte Flächen auf, deren Detailschilderung uns hier zu weit führen würde; sie entsprechen, wie gesagt, in der Mehrzahl der Fälle Minimalflächen, aber es sind auch Ausnahmen bekannt, z. B. Zellen, die sich der Länge nach teilen, während man eine Querwand erwarten müßte. Dies trifft z. B. für manche Flagellaten zu. In diesen Fällen sind wenigstens die betreffenden Flächen noch „relative" Minimalflächen, d. h. sie sind kleiner als benachbarte Flächen, sie gleichen also labilen Ruhelagen eines Flüssigkeitshäutchens. Anderwärts trifft aber auch das nicht zu, so z. B. wenn manche Flagellaten oder die Keimlinge von Coleochaete sich schief teilen.

Das Auftreten der Zellwände als Flächen „minimae areae" fände seine einfachste Erklärung, wenn die jugendliche Wand einen flüssigen Aggregatzustand besäße. Das hat denn auch Errera angenommen, obwohl die Beobachtung das Gegenteil lehrt. Wilde-

24) Gerassimoff 1901 Bull. soc. Naturalist. Moscou. S. 185. Wisselingh 1904 Bot. Jaarboek **13**. Nathansohn 1900 Jahrb. wiss. Bot. **35**. Vgl. auch Němec 1904 Jahrb. wiss. Bot. **39** 645.

25) Hofmeister 1867 Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig. Sachs 1878—79 Arb. bot. Inst. Würzburg **2** 46 u. 185. Errera 1886 Bot. Cbl. **34** 395. Berthold 1886 Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

MAN[26]) hat dann später ausgeführt, daß es genüge, wenn die Membran nur für einen Moment flüssig sei, um alsbald zu erstarren. Eine solche Hypothese wird man wenigstens bei simultaner Wandbildung nicht widerlegen können, sie reicht aber nicht aus zur Erklärung der sukzedanen. Hier existiert ja zweifellos ein Teil der Wand schon in festem Zustand, während ein anderer noch gar nicht angelegt ist. In anderer Weise hat GIESENHAGEN[27]) versucht, das Auftreten von Minimalflächen bei der Zellteilung zu erklären. Ihm sind „die Tochterzellen in irgendeiner Phase des Zellteilungsvorganges, noch vor der Entstehung der Zellwand, zwei irgendwie gegeneinander abgegrenzte Systeme, sei es nun, daß ihre Massen von distinkten biologischen Zentren aus beeinflußt sind, sei es, daß die durch die Kernfigur zwischen die beiden Protoplasten eingeschobene Substanz ein Hindernis für die Vermischung der beiden Energiden (= Zellen) bildet, und damit die Selbständigkeit beider Massen im physikalischen Sinne bedingt. Jedenfalls steht nichts der Annahme entgegen, daß an der Stelle, an welcher später die junge Zellwand auftritt, und an welcher also die Lösung des Verbandes zwischen den beiden Protoplasten wirklich erfolgt, schon vor dem Auftreten der Wand die Verschiebung der Flüssigkeitsteile gegeneinander leichter vor sich geht, als im Innern der einzelnen Protoplasten selber."

Es besteht kein Zweifel darüber, daß in manchen Fällen der Wandbildung eine solche Trennung der Zelle in zwei Tochterzellen vorangeht[28]) — in anderen Fällen aber, z. B. bei der sukzedanen Wandbildung, ist eine solche bestimmt nicht vorhanden, und doch folgt auch hier die junge Wand den gleichen Gesetzen.

Somit kann man heute nur sagen, daß sich die jungen Wände so ansetzen, als ob sie Flächen minimae areae seien, ohne daß man allgemein den Grund dafür angeben könnte.

3. Der Thallus.

Zellkolonien. Schon bei niederen Pflanzen, die aus einer einzelnen Zelle bestehen, kann in gewissem Sinne von einer Entwicklung gesprochen werden; denn schon bei ihnen ist ein dauernd gleichförmiges Wachstum ausgeschlossen. Nehmen wir an, es handle sich um eine kuglige Zelle, so kann diese unter Beibehaltung ihrer Gestalt nur bis zu einer bestimmten, spezifischen Größe heranwachsen. Es müssen ja allein schon durch Schwierigkeiten in der Nährstoffversorgung der zentralen Partien dem weiteren Wachstum Grenzen gezogen sein. Dementsprechend beobachtet man, daß kuglige Zellen bei gewissen Algen (z. B. Eremosphaera) ihr Protoplasma in einige Teile zerlegen, die sich dann aus der Zellwand der Mutterzelle heraus begeben und mit einer neuen Haut umkleiden. So sind aus einer großen Kugel mehrere kleinere Kugeln entstanden, die dann von neuem heranwachsen können. In ähnlicher Weise entstehen in den Zellen von Coelastrum zahlreiche Tochterzellen, die aber nach dem Verlassen der alten Zellhaut gewöhnlich nicht einzeln leben,

---

26) DE WILDEMAN 1893 Mém. couron. par l'acad. Belg. in 4° 53.

27) GIESENHAGEN 1905 Studien über Zellteilung. Stuttgart; 1909 Flora **99** 355; 1917 Jahrb. wiss. Bot. **58** 66.

28) STRASBURGER 1898 Jahrb. wiss. Bot. **31** 514.

sondern sich auf der Oberfläche einer Hohlkugel anordnen, indem sie durch Arme miteinander in Verbindung treten. Damit ist dann eine bestimmt gestaltete Kolonie untereinander gleicher Zellen entstanden. Aber freilich bei genügender Sauerstoffzufuhr wird diese Kolonie nicht gebildet, sondern die Zellen leben dann einzeln. Die Koloniebildung ist also kein Gestaltungsvorgang, der wesentlich für diese Gattung ist. — Etwas andere, und zwar kompliziertere Verhältnisse treffen wir bei Hydrodictyon. Die Zellen dieser als „Wassernetz" bezeichneten Alge sind schmal zylindrisch und miteinander zu den Maschen eines Netzes vereinigt, das im ganzen die Gestalt eines länglichen, hohlen Sackes von mehreren Zentimetern bis Dezimetern Länge besitzt. Die Bildung dieses eigenartigen Zellaggregates erfolgt in merkwürdiger Weise. Das wandständige Protoplasma der Zellen wird in einige Tausend kleine Portionen zerschnitten, deren jede dann einer Schwärmspore den Ursprung gibt. Diese bewegen sich eine Zeitlang innerhalb der Membran der Mutterzelle, sammeln sich dann wieder an der Peripherie, wo sie gewöhnlich in einschichtiger Lage zur Ruhe kommen. Dann aber wächst jede der annähernd kugligen Zellen zu einem Zylinder aus, und indem sie sich mit der Schmalseite berühren, entsteht ein neues, kleines Netz das nach Desorganisation der Mutterzellmembran durch Wachstum ohne jede Zellteilung sich vergrößert. Seine sämtlichen Maschenwände sind also jede aus einer Schwärmspore hervorgegangen und die Gestalt der Maschen wird lediglich durch die zufällige Aneinanderlagerung der Schwärmer bedingt. Und da in der Regel drei Schwärmer an einem Knotenpunkt der Maschen miteinander in Berührung treten, so ist die Mehrzahl der Maschen 6- oder 5-eckig. Es ist anzunehmen, daß die Zellen sich an den Berührungsstellen mechanisch oder wohl eher chemisch so beeinflussen, daß diese Stellen zu den wenig wachsenden Zellenden werden, während die frei liegenden Zellteile sich stark strecken und so die Netzmaschen vergrößern[29]). In den genannten Fällen erfolgt die Vermehrung der Zelle nach Wachstum durch Vielzellbildung; in anderen tritt die weit verbreitetere Zweiteilung ein. Manchmal erfolgt das Wachstum nur in einer Richtung, manchmal aber in zwei oder in drei Dimensionen.

Die Querwände treten nun meistens in regelmäßigen Intervallen auf, die Zellgröße ist also eine annähernd konstante, wenigstens für eine bestimmte Spezies und für bestimmte Umstände. Es ist aber zu beachten (vgl. S. 133), daß Wachstum und Teilung zwei Prozesse sind, die derartig verschieden von äußeren Faktoren beeinflußt werden, daß es ebensogut gelingt, das Wachstum weitergehen zu lassen und die Teilung zu sistieren, wie umgekehrt Teilung ohne Wachstum herbeizuführen; ein Beispiel für das erstere Verhalten liefert Basidiobolus (S. 72), für das letztere die Zellen von Hormidium nach Behandlung mit Kongorot[30]).

Bei manchen Algen sehen wir regelmäßig die neugebildete Wand einen Spaltungsprozeß durchmachen, so daß stets Einzelzellen resultieren, z. B. bei den Desmidiaceen; bei anderen bleiben die Wände intakt und es resultieren je nach der Art des Wachstums und der

29) Harper 1908 Bull. Univ. of Wisconsin S. 207.

30) Klebs 1896 Ueber die Fortpflanzungsphysiologie d. niederen Organismen. Jena. S. 338.

Teilung Zellfäden, Flächen oder Körper. Wenn aber keinerlei Differenzierung zwischen den Zellen eintritt, können diese auch nachträglich noch sich ohne Schaden isolieren, und einen solchen Zerfall eines primitiven Gewebes kann man oft unter ganz bestimmten äußeren Eingriffen sehr rasch erfolgen sehen. In diesem Sinne wirken schädliche chemische Substanzen aller Art, Induktionsschläge etc.[31]).

Polarität. Eine größere Komplikation im Thallus und damit eine reichere Entwicklungsfähigkeit tritt mit der Ausbildung einer polaren Differenzierung ein, mag diese sich an der Einzelzelle oder an einem Zellkomplex einstellen. Mit dieser Differenzierung ist dann meistens auch ein Vegetationspunkt gegeben, von dem das weitere Wachstum ausgeht.

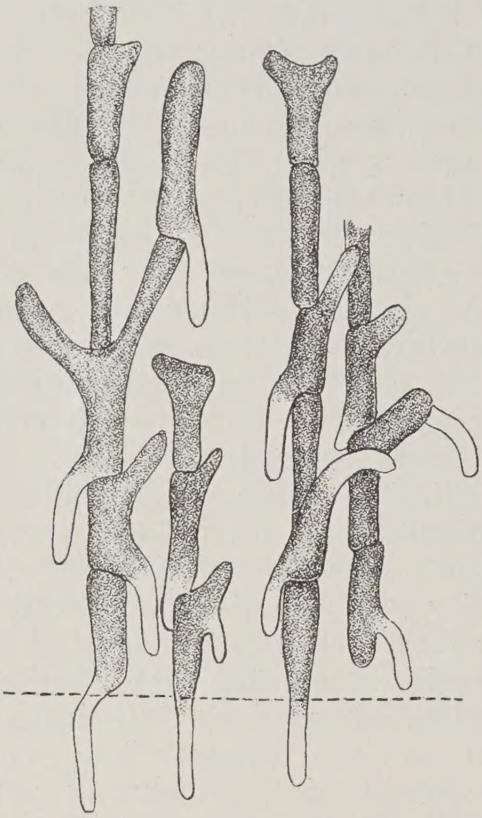


Fig. 55. Basidiobolus Ranarum auf Gelatine gewachsen. Die Gelatine wurde an der punktierten Linie abgeschnitten und durch neue ersetzt. Darauf machen die alten (dunkel gehaltenen) Zellen Fortsätze (hell gehalten) in Richtung der Nährstoffzufuhr. Ihre bisherige Polarität wird dabei umgekehrt. Nach Raciborski.

Beispiele für polares Wachstum an der Einzelzelle finden sich bei den Phycomyceten und bei den Siphoneen. So hat die Mucorzelle eine weiterwachsende Spitze und eine nicht wachsende Basis. Komplizierter liegen die Verhältnisse bei den Siphoneen, wo eine Zelle einen distinkten Wurzelpol und Sproßpol erzeugt. In anderen Fällen wird Sproßpol und Wurzelpol bei der Zellteilung getrennt, z. B. bei der keimenden Spore von Equisetum und der Eizelle von Fucus.

Vielfach sind äußere Faktoren, einseitig einwirkend als Ursachen der Polarität erkannt worden. So ist schon früher gezeigt worden, wie bei Equisetum und Fucus die polare Ausbildung durch einseitiges Licht bedingt oder wenigstens gerichtet wird (S. 57). Gerade bei Fucus konnte besonders genau studiert werden, in welchem Stadium der Entwicklung eine einseitige Lichtwirkung diesen Erfolg hat und wie lange sie dauern muß; es wurde gezeigt, daß nach Ablauf einer gewissen Zeit die Polarität derartig befestigt ist, daß sie nun nicht mehr geändert werden kann. In anderen Fällen sind einseitige chemische Reize als polbestimmend erkannt. Andererseits kann aber schon bei der Zelle die Bestimmung über Basis und Spitze ganz von inneren Ursachen bedingt sein.

Allgemein ist auf dieser Stufe der Entwicklung die Polarität nie sehr fest induziert, vielmehr ist sie lange Zeit hindurch oder dauernd labil, d. h. veränderungsfähig. So können die als Blätter bezeichneten Zellabschnitte von Bryopsis durch Verdunklung stets

31) Benecke 1898 Jahrb. wiss. Bot. **32** 453.

in Wurzelschläuche verwandelt werden[32]), bei Dasycladus werden umgekehrt die Wurzelpole durch verschiedene Eingriffe zu Sproßpolen[33]); und selbst zu einer völligen Aufhebung der Polarität kann es kommen. So ist bekannt, daß unter Umständen[35]) die Mucorzelle zu großen Kugeln wird, ähnlich wie ja auch die Zelle von Basidiobolus zu Kugeln anschwellen[36]) kann (vgl. S. 72). Etwas Aehnliches findet sich auch bei Hydrodicton, wo die Schwärmspore polar ist, die aus ihr hervorgehende Thalluszelle aber insofern geändert erscheint, als sie zwei gleiche Pole besitzt.

Auch am Zellfaden, der im wesentlichen aus gleichen Zellen besteht, kann polare Differenzierung auftreten, so z. B. bei Oedogonium. Sie findet ihren Ausdruck in der Ausbildung der Basalzellen, die mit einer Rhizoidbildung dem Substrat aufsitzen, und es wäre zu untersuchen, ob etwa wie bei Cladophora (S. 102) jede einzelne Zelle polar gebaut ist. Stabil ist diese Polarität dann freilich nicht, denn es ist bekannt, daß bei Ausbildung von Schwärmsporen die neue Achse um 90° von der bisherigen abweicht. Ebenso ist im Zellfaden eines Basiobolus die Polarität labil; einseitige Zufuhr von Nährstoffen kann die Seite der Zelle, die für gewöhnlich als Basis funktioniert und keinerlei Wachstum mehr zeigt, in die Spitze verwandeln, also die Polarität völlig umkehren[34]) (Fig. 55).

Nicht selten begegnet man auf dieser Stufe der Entwicklung dem Fall, daß ein Zellfaden bei fortschreitender Entwicklung zur Bildung von Zellflächen übergeht (Farnprothallien, Lebermoose). Für die Farnprothallien ist schon früher mitgeteilt worden, unter welchen Bedingungen der Beleuchtung das geschieht. Dagegen ist es hier bis jetzt nicht gelungen, die Ursachen zu erforschen, die schließlich zum Endstadium der Entwicklung führen, zum Wachstum in der dritten Richtung, zur Zellkörperbildung[37]).

Verzweigung. Ein Problem für sich ist die Verzweigung, denn sie kann auf allen Stufen der thallösen Entwicklung eintreten, also bei der Zelle, dem Zellfaden, Zellfläche und Zellkörper. In wenig regelmäßiger Weise verzweigt sich die Zelle der Phycomyceten, wo hinter der fortwachsenden Spitze ein neuer seitlicher Vegetationspunkt angelegt wird. Da offenbar die Zahl, die gegenseitige Entfernung und die Wachstumsenergie solcher Seitenzweige individuell sehr verschieden ist, so müssen äußere Faktoren von Einfluß auf die Verzweigung sein. In Pilzkulturen auf Agar[38]) treten z. B. bei Saprolegnia eine Anzahl radial ausstrahlender Haupthyphen auf, die sich hinter der Spitze verzweigen. In dem Maße wie die Peripherie des rundlichen Mycels sich erweitert, biegen einzelne Seitenzweige dieser Haupthyphen in die Radialrichtung ein und werden selbst zur Haupthyphe, während ihre Schwesterzweige bald das Wachstum einstellen. Die zentrifugale Wachstumsrichtung der Haupthyphen ist durch negativen Chemotropismus, Flucht vor den eigenen Stoffwechselprodukten, bedingt.

---

32) Noll 1900 Ber. Bot. Ges. **18** 444. Winkler 1900 Jahrb. wiss. Bot. **35** 449. Berthold 1882 Jahrb. wiss. Bot. **13** 569.
33) Wulff 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 264.
34) Raciborski 1907 Bull. Ac. Cracovie. 898.
35) Ritter 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 351.
36) Raciborski 1896 Flora **82** 107. Wehmer 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 257.
37) Klebs 1917 Sitzber. Heidelb. Akad. (B, 3) S. 130.
38) Müller 1922 Beitr. z. allgem. Bot. **2** 271.

Bei Botrydium verhalten sich im Zusammenhang mit der so verschiedenen Funktion die zwei Teile der Zelle ganz verschieden: der eine oberirdische wird zur chlorophyllführenden Kugel, der andere im Substrat verborgene zum reich verzweigten Rhizoid. Sehr regelmäßige Verzweigungen treten uns an den Blättern von Bryopsis entgegen, wo Seitenglieder alternierend zweizeilig angelegt werden und endlich bei Dasycladus (Fig. 56), wo ein stammähnlicher Achsialteil der Zelle an seinem Vegetationspunkt regelrecht alternierende Wirtel von Blättern erzeugt, wie wir sie auch beim höheren vielzelligen Vegetationspunkt des Kormus wiederfinden. Bei Bryopsis und Dasycladus aber ist der ganze Thallus einzellig, auch die Seitenglieder nicht durch Querwände abgegliedert.

In einem gewissen Gegensatz zu diesen Formen steht dann ein Thallus, der bei ähnlicher Verzweigung durch Querwände gegliedert ist. Als Beispiel sei das Mycel etwa von Aspergillus[39]) betrachtet. Hier gehen aus der Spore ein oder mehrere Keimschläuche hervor; einer ist jedenfalls am meisten gefördert, er übernimmt also die Führung im Wachstum. Während er an der Spitze weiter wächst, gliedert er sich durch Querwände und treibt alternierende, seitliche Zweige. Manchmal erfolgt zuerst die Querwandbildung und dann erst die Auszweigung, manchmal ist es auch umgekehrt. Die Bedingungen sind nicht näher erforscht. Auch wenn die Scheidewände nachträglich eingeschoben werden, entspricht schließlich jedem Seitenzweig eine Zelle am Hauptfaden. Und diese Zellen haben annähernd gleiche Größe, nur die Spitzenzelle überragt alle andern um das 3—6-fache an Länge. Die Form dieses Thallus ist aber weitgehend modifizierbar. Schwache Störungen, z. B. durch mechanische Eingriffe, durch Verdünnung der Nährlösung, durch Zunahme der Temperatur führen zu einer Wachstumshemmung. Bald aber tritt Anpassung an die neuen Verhältnisse ein und das Wachstum wird wieder aufgenommen. Bei anderen Pilzen fehlt diese Akkommodation, und die Sistierung des Wachstums ist eine dauernde. Stärkere Störungen führen auch bei Aspergillus zur Hemmung des Wachstums im Hauptfaden. Die Scheitelzelle schwillt keulig bis kuglig an, und die alte schon mehr oder minder ausgewachsene Membran älterer Zellen fängt an, neue Auszweigungen vorzutreiben.

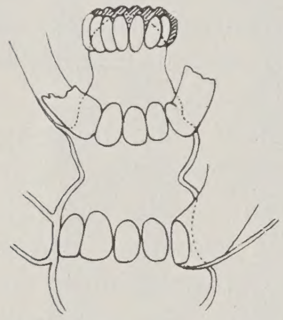


Fig. 56. Dasycladus clavaeformis. Vegetationspunkt mit drei Wirteln von Aesten. Vergr. 40. Nach CRAMER, 1887.

Es muß darauf verzichtet werden, auch nur annähernd alle Formen des Thallus anzuführen, um so mehr als kaum Studien über ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren vorliegen. Es sei aber, um die komplizierteren Formen wenigstens zu streifen, einmal an Chara erinnert, wo anscheinend die ganze Gestalt beherrscht wird von den mathematisch gesetzmäßigen Teilungen der Scheitelzelle und ihrer Segmente, und wo jedenfalls wenig Aussicht besteht, irgendwelche Abänderungen experimentell herbeizuführen. Andererseits sei der Siphoneen, wie Codium, gedacht, wo bei geringer äußerer Differenzierung und vollkommenem Fehlen der mathematischen Gesetzmäßigkeit doch ein höchst merkwürdiger innerer Bau besteht.

39) HAHMANN 1913 Wachstumsstörungen bei Schimmelpilzen. Diss. Leipzig.

4. Der Vegetationspunkt des Kormus.

Der Kormus wird vom Vegetationspunkt aufgebaut, genauer gesagt von zwei differenten Vegetationspunkten, die sich an der Eizelle ausbilden. Die Ursachen der polaren Entwicklung der Eizelle sind unbekannt. Man kann zwar vermuten, daß diese Polarität erst durch die Befruchtung oder nach ihr induziert wird, aber bestimmt weiß man auch das nicht. Sicher ist nur, daß man durch äußere Einflüsse diese Polarität nicht bestimmen kann; in diesem Sinne ist es also erlaubt, von inneren Ursachen zu sprechen. Ist einmal ein Wurzelpol und ein Sproßpol ausgebildet, so kann man im allgemeinen den einen nicht in den anderen überführen. Trotzdem ist mit der Konstituierung der zwei Vegetationspunkte keine Trennung der Substanz in dem Sinne erfolgt, daß der eine nur Wurzeln, der andere nur Sprosse bilden könnte.

Die entwicklungsphysiologischen Probleme nun, die uns bei Betrachtung des Kormus entgegentreten, sind folgende:

1) Die Vegetationspunkte bilden nicht nur durch Wachstum eine Verlängerung des Achsenteiles, sondern sie liefern auch seitliche Verzweigungen. Diese entstehen bei der Wurzel anders als am Sproß und sind dort einfache Seitenwurzeln, hier differenziert in Blätter einerseits, Seitensprosse andererseits. Immer aber ist ihre Stellung eine gesetzmäßige. Es fragt sich, können wir in die Ursache dieser Stellung einen Einblick gewinnen?

2) Die embryonalen Zellen der Vegetationspunkte sind alle gleich — es gehen aber aus ihnen ganz verschiedene Gewebe hervor. Ebenso sind die jugendlichen Blätter am Vegetationspunkt ganz gleich, und doch kann der fertige Sproß uns als typischer Laubsproß, als Niederblattsproß oder als Blütensproß entgegentreten, und diese drei Möglichkeiten schlummern schließlich in jedem beliebigen Vegetationspunkt. Was aus einer Knospe wird, hängt nur von den Bedingungen ab, unter denen sie sich entwickelt.

An dieser Stelle kann nur die erste Frage besprochen werden; die zweite folgt erst im 8. Abschnitt.

Blattstellung. Nur ausnahmsweise stehen die Blätter völlig regellos am Stengel; meist nehmen sie mehr oder weniger streng gesetzmäßige Stellungen ein. Zwei Typen werden da unterschieden: die Wirtelstellung, bei der mehrere Blätter an einem Knoten gleichmäßig verteilt auftreten, und die Schraubenstellung, bei der nur ein Blatt am Knoten gebildet wird. Bei der letzteren kann man die Blätter, von einem älteren zu immer jüngeren fortschreitend, durch eine Schraubenlinie verbinden, bei der ersteren gibt es so viele solcher Schraubenlinien als Glieder im Wirtel auftreten, und jede Schraube umfaßt nur einen Teil aller Glieder, bei n-Gliedern im Wirtel 1/n aller Glieder.

Wohl am regelmäßigsten sind die zweigliedrigen Wirtel (dekussierte Stellung) aufgebaut. Wirtel mit höherer Gliederzahl zeigen schon öfters insofern Abweichungen von der Norm, als die Zahl der Glieder schwankt und beim Uebergang von einer Gliedzahl zur anderen die regelmäßige Alternanz der Wirtel gestört sein muß, ja überhaupt die Wirtelstellung eine Zeitlang Schraubenstellungen Platz machen kann. Uebrigens kommen solche Störungen auch bei dekussierter Blattstellung vor.

Die Schraubenstellungen folgen überwiegend der sogenannten Hauptreihe, d. h. die einzelnen Blätter treten im fertigen Zustand in Divergenzen von $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ usf. auf. Dabei zeigen aber schon die einzelnen Sprosse einer Pflanze weitgehende individuelle Abweichungen; man findet an ihnen verschiedene Werte dieser Hauptreihe oder gar Werte aus einer anderen Reihe.

So ergibt sich also schon durch die Beobachtung in der Natur die Tatsache, daß die Blattstellung keine streng erblich fixierte Eigenschaft einer Pflanze sein kann, und es wird wahrscheinlich, daß sie experimentell beeinflußbar sein wird. Die Anlage der Blätter in der bestimmten Stellung erfolgt nun aber am Vegetationspunkt. Es frägt sich, was veranlaßt den Vegetationspunkt, die Blätter in gesetzmäßiger Stellung anzulegen?

Die meisten Blattstellungstheorien nehmen einen Einfluß der vorhandenen Blätter auf die neu hinzu kommenden Anlagen an. Es ist zu betonen, daß ein exakter Beweis für diese Annahme nirgends vorliegt, und daß in bestimmten Fällen zweifellos Vorgänge im Innern des Vegetationspunktes maßgebend sind für die Stellung der Seitenglieder. Das trifft z. B. sicher zu bei Vegetationspunkten mit Scheitelzelle und gesetzmäßiger Aufteilung ihrer Segmente, wobei die Blätter enge Beziehungen zu den Segmenten haben. Auch kann ja für die ersten Blätter am Vegetationspunkt des Embryos höherer Pflanzen von einem Einfluß anderer Seitenglieder noch keine Rede sein. Immerhin ist es aber doch recht wahrscheinlich, daß solche Einflüsse vielfach existieren. Leider macht die Umhüllung des Vegetationspunktes mit jungen Blättern eine experimentelle Forschung auf diesem Gebiet außerordentlich schwer. Deshalb sind denn auch die Theorien der Blattstellung auf Grund morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen entstanden und wir könnten hier ganz über sie hinweg gehen, wenn es sich nicht bei dem hohen Interesse, das dieser Frage zukommt, doch empfehlen würde, wenigstens anzudeuten, welche Meinungen ausgesprochen wurden, welche Fragen der Beantwortung harren.

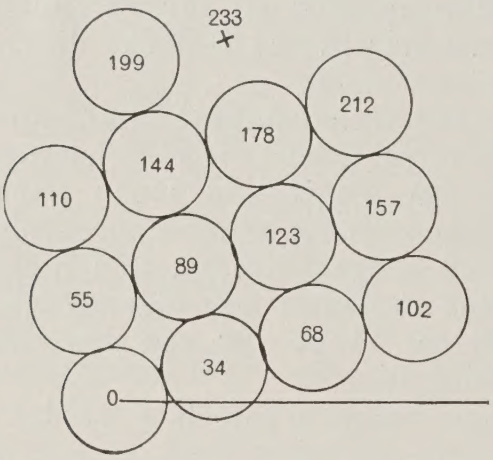


Fig. 57.

Es war W. Hofmeister, der zuerst einen gewissen Einblick in die Ursachen der Blattstellung gewann. Er fand, daß die jungen Blätter in der größten Lücke oberhalb der älteren Blätter entstehen. Im Falle der Quirlstellung ist diese größte Lücke am leichtesten zu bestimmen: sie findet sich genau über der Mitte zwischen zwei Gliedern, die Alternanz des folgenden Quirls findet also ihre Aufklärung durch diese Stellung über der größten Lücke. Betrachtet man als einfachste Schraubenstellung die $^1/_2$ Stellung, so wird ein Blattt ursprünglich in Gestalt einer Halbkugel aufgetreten sein, bald aber, seitlich sich ausbreitend, den ganzen Umfang des Vegetationspunktes eingenommen haben. Die größte Lücke ist hier natürlich nicht über dem Mittelpunkt des Blattes, wo es am meisten im Wachstum gefördert ist, sondern über dem schmalen Rand, also in einer Divergenz von $^1/_2$ vom Mittelpunkt. Betrachtet man endlich kompliziertere Schraubenstellungen auf abgerollter Oberfläche, so fallen da als Schrägzeilen (Parastichen) in Fig. 57 z. B. die 34er und 55er Zeilen auf. Der Mittelpunkt eines Blattes, das oberhalb von 199 und 178 steht und in „die

größte Lücke" zwischen diesen beiden Blättern fällt, wird gefunden, indem man vom Mittelpunkt von 199 und 178 je einen Kreis mit doppeltem Radius der Organgröße zieht. Der Schnittpunkt dieser Kreise gibt den Mittelpunkt für Blatt 233. In der gleichen Weise kann man alle Parastichen weiterbauen.

Diese Vorgänge sind verständlich, wenn man annimmt, daß die bereits angelegten Blätter einen Einfluß auf die darüber liegende embryonale Masse ausüben. Wenn man zunächst einmal an steile Vegetationspunkte denkt, wie sie bei Wasserpflanzen vorkommen, so ist da die eigentliche Kuppe offenbar noch nicht befähigt, Blätter zu bilden. In einer gewissen Entfernung aber von der Kuppe und oberhalb von den jüngsten sichtbaren Anlagen erfolgt die Blattbildung. Zweifellos wird in dieser Zone jeder beliebige Punkt im Prinzip imstande sein, sich zu einem Blatt vorzuwölben; wenn aber tatsächlich nur an bestimmten Stellen, die Beziehungen zu den vorhandenen Anlagen zeigen, neue hervorsprießen, liegt die Annahme nahe, daß eben von letzteren ein Einfluß auf den Vegetationspunkt ausgeübt wird. SCHWENDENER [40]) hat seinerzeit einen mechanischen Einfluß angenommen. Er betonte, daß die neue Anlage in Kontakt stehe mit der vorangehenden. Da bei Seitenachsen an den Stellen, wo der Hauptsproß und das Tragblatt allenfalls einen Druck auf die junge Knospe ausüben könnten, keine Blattbildung erfolgt, nimmt SCHWENDENER in diesen Fällen an, daß die ersten Anlagen an Stellen geringsten Druckes entstehen. SCHUMANN und WEISE [41]) haben diese Drucktheorie auch auf den Hauptvegetationspunkt übertragen, nehmen also an, daß jede Anlage an einer Stelle geringsten Druckes entstehe. Es ist aber ein solcher Druck nicht nachgewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich, denn auch der von SCHWENDENER vorausgesetzte feste Kontakt ist durchaus nicht überall gegeben [42]). In veränderter Form scheint SCHÜEPP [43]) neuerdings diese mechanische Theorie der Blattstellung aufleben lassen zu wollen, indem er innere Drucke, durch

Fig. 58. Vegetationspunkt eines Blattes von Caulerpa obscura. Nach REINKE.

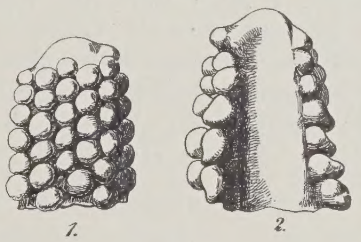


Fig. 59. Infloreszenz von Vicia cracca. *1* Von der Bauchseite, *2* von der Rückenseite. Nach GOEBEL.

Gewebespannung bedingt, im Vegetationspunkt nachweist und ihnen eine ähnliche Rolle zuweist, wie sie den äußeren Drucken von der SCHWENDENERschen Schule zugesprochen wurde. Wenn man bedenkt, daß die exakte Grundlage der Theorie überhaupt immer gefehlt hat, und ferner an die regelmäßige Blattstellung an den Vegetationspunkten einzelliger Siphonen denkt, wo doch Drucke ganz ausgeschlossen sind (Fig. 58), so wird man den Wert dieser Hypothesen nicht zu hoch einschätzen. Viel wahrscheinlicher als solche mechanische Beeinflussung ist eine stoffliche [44]). Stellt man sich vor, daß die junge Blattanlage dem Vegetationspunkt Stoffe entzieht, und daß dieser Entzug am stärksten in der Mitte der Anlage ist, und sich auch noch über deren Rand hinaus geltend macht, so wird man schließlich an eine Stelle kommen, wo dieser Einfluß ausgeklungen ist; da wird das nächste Blatt entstehen. Im

40) SCHWENDENER 1878 Mechanische Theorie der Blattstellung. Leipzig; vgl. dazu: WINKLER 1901 u. 03 Jahrb. wiss. Bot. 36 1 u. 38 501. FALKENBERG 1901 Die Rhodomeleen des Golfes von Neapel. Berlin. BERTHOLD 1904 Zur Physiologie der pflanzlichen Organisation 2 I. Leipzig.

41) SCHUMANN 1890 Unters. über Blütenanschluß. Leipzig. WEISSE 1894 Jahrb. wiss. Bot. **26**.

42) RACIBORSKI 1894 Flora **78** u. **79**. VOECHTING 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38**. WINKLER zit. in 40.

43) SCHÜEPP 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 328; 1921 ebenda **39** 249.

44) SCHOUTE 1913 u. 1914 Rec. d. trav. bot. néerl. **10** u. **11**.

einzelnen werden sich verschiedene Typen des Vegetationspunktes verschieden verhalten.

Eine sehr große Rolle spielt bei allen diesen Theorien die relative Größe der Seitenorgane zum Vegetationspunkt; solange diese unverändert ist, wird die Blattstellung regelmäßig weiter gebaut; tritt in ihr eine Veränderung ein, so muß, wie SCHWENDENER durch Konstruktion[45]) gezeigt hat, auch die Blattstellung sich ändern. Es sei auf die Arbeiten von WEISSE und SCHOUTE ververwiesen[41]) [44]).

Die anderen Theorien sehen im Vegetationspunkt selbst den maßgebenden Faktor für die Orientierung der Blätter. Besonders GOEBEL[46]) hat neuerdings diese Ansicht verfochten und HIRMER[47]) ist ihm nachgefolgt. Zugunsten von ihr kann man neben dem Vegetationspunkt mancher Algen, von denen oben schon die Rede war, vor allem auch auf gewisse Sukkulenten verweisen, wo nur gewisse Längslinien (Orthostichen) des Vegetationspunktes Blätter erzeugen können, andere, daneben liegende Stellen aber frei von Blattanlagen bleiben. Bei der $^1/_2$-Stellung soll es die bilaterale Symmetrie des Vegetationspunktes mit sich bringen, daß nur an zwei gegenüberliegenden Stellen Blätter auftreten können, und es soll ganz allgemein die Symmetrie des Vegetationspunktes maßgebend für die Blattstellung sein. Am deutlichsten zeigen dorsiventrale Organe, daß nicht jede Stelle am Vegetationspunkt mit Blattanlagen ausgefüllt wird (Fig. 59).

Es ist zweifellos sehr verdienstvoll, wenn GOEBEL betont hat, daß die Blattstellungstheorien auf Beobachtungen am Scheitel zu basieren sind und nicht von fertigen Zuständen ausgehen dürfen; konnte doch HIRMER zeigen, daß Stellungen wie $^2/_5$ und $^3/_8$ am Vegetationspunkt nicht vorkommen, sondern erst bei der Streckung der Sprosse aus den höchsten Werten der Hauptreihe entstehen. Eine wirkliche entwicklungsmechanische Theorie können wir aber zurzeit weder in den Andeutungen GOEBELS, noch in denen HIRMERS finden. Das geht z. B. aus der Betrachtung folgender Stellen hervor: GOEBEL (Organogr. I 202) weist bei Besprechung der schraubigen Anordnung der Seitenzweige bei dekussierter Blattstellung auf gewisse Florideen hin und sagt dann: „diese Fälle zeigen, daß eine „spiralige“ Anordnung lediglich durch innere Eigenschaften des Vegetationspunktes zustande kommt . . .; es genügt, wenn eine Baustoffzufuhr in der Richtung einer Schraubenlinie stattfindet (Spirotrophie).“ Und S. 205 führt er aus, daß ein bestimmtes Resultat „durch eine Asymmetrie in der Zufuhr von Baustoffen“ zum Vegetationspunkt erreicht werde. — Auch HIRMER (z. B. S. 61) macht die Blattstellung von der Art und von dem zeitlichen Verlauf des Zustroms des Baumaterials abhängig. So sagt er: „ist, was z. B. bei den Wirtelstellungen stets der Fall ist, die Zufuhr der gesamten Menge von plastischen Stoffen am Vegetationspunkt vor Anlage der einzelnen Glieder einer Gruppe vollzogen, so werden die einzelnen Glieder der Systemkomponente (= Quirl) . . . eine symmetrische Stellung einnehmen. Anders in Fällen, wo das Baumaterial für jedes Organ nach Anlage des vorhergehenden erst immer zugeführt werden muß. Hier resultiert bei notwendiger Weise sukzedaner Organanlage asymmetrische Organstellung.“ Auf HIRMERS Prinzip der Sektoreneinschiebung, das wir für ein rein formal-deskriptives halten, wollen wir nicht eingehen. Man frägt sich: was wissen wir über „Spirotrophie“, was wissen wir über die zeitliche Folge des Zustroms an Nährmaterial zum Vegetationspunkt? Und wenn wir nichts wissen, wie kann man auf diesem Wege ein entwicklungsphysiologisches Verständnis für die Blattstellung herbeiführen?

Alles in allem treten uns auf diesem Gebiete mehr Fragen als Antworten entgegen. Hier war wenigstens darauf hinzuweisen, daß Fragen vorliegen, deren experimentelle Inangriffnahme nicht ganz außer dem Bereich der Möglichkeit liegt.

Verzweigung des Kormus. Nur wenige Sprosse bleiben dauernd oder lange Zeit unverzweigt (Palmen, Farne). Die Anordnung der Seitenzweige wird in erster Linie von der Symmetrie des Sprosses bestimmt. Bei dorsiventraler Symmetrie können die Seitensprosse ganz ohne Beziehung zu den Blättern stehen, bei

45) SCHWENDENER 1895 Sitzungsber. Berl. Akad. (Ges. Abh. **1** 184.)
46) GOEBEL 1913 Organographie d. Pflanzen 2. Aufl. **1** 185.
47) HIRMER 1922 Zur Lösung des Problems der Blattstellungen. Jena.

radiärer Symmetrie pflegen sie in den „Blattachseln" zu stehen. Meist wird in jeder Blattachsel eine Knospe angelegt. Bei vielen Coniferen ist das anders, da tragen nur einzelne Blätter Achselknospen. Sehr häufig zeigen sich bei der Weiterentwicklung der Knospen Ungleichheiten. Die hochstehenden sind meist gefördert, die basalen bleiben als schlafende Knospen lang erhalten ohne auszutreiben. Bei dekussierter Blattstellung kann eine Knospe eines Blattpaares stark gefördert sein gegenüber der anderen, und die sämtlichen geförderten Knospen sukzessiver Knoten zeigen eine gesetzmäßige Anordnung. Aber nicht nur in der Anlage, sondern auch in der Weiterentwicklung zeigen sich Einflüsse der Hauptachse. Die Seitenzweige sind nicht selten dorsiventral gebaut und nehmen eine von der Vertikalen abweichende Richtung ein. Davon wird S. 286 weiter zu reden sein.

Die Wurzel soll hier nicht eingehender besprochen werden. Ihr Vegetationspunkt bildet keinerlei Seitenglieder aus. Solche treten in Gestalt von Seitenwurzeln erst in einiger Entfernung von ihm auf und zeigen Beziehung zum inneren Bau, weshalb sie erst später behandelt werden können (S. 166).

5. Restitution[48]).

Die Tatsachen. Der Aufbau der höheren Pflanzen aus den Vegetationspunkten kann als „normale Entwicklung" bezeichnet werden. Dabei erhalten sich die Vegetationspunkte im Prinzip unbegrenzt und bauen den Körper der Pflanze immer weiter. Der Körper aber besteht zumeist aus ausgewachsenen Zellen, aus Dauergeweben, die für gewöhnlich nicht wachsen und nicht in die Lage kommen, Entwicklungsvorgänge einzuleiten. Unter Umständen können aber auch aus Dauergewebe wieder Vegetationspunkte hervorgehen, während sonst jeder Vegetationspunkt von seinesgleichen abstammt. Den Uebergang von Dauergewebe zu embryonalem Gewebe findet man einmal bei gewissen sekundären Geweben und dann bei Restitutionserscheinungen, wenngleich letztere nicht alle von Dauergewebe ausgehen. Unter Restitution versteht man die Fähigkeit der Pflanze, verlorene Teile wieder bilden zu können. In der Regel erfolgt der Verlust durch Verwundung. Es ist bei früherer Gelegenheit darauf hingewiesen worden, daß die Vernarbungsvorgänge durch Kork- und Callusbildung nicht als Restitutionen zu bezeichnen sind. Denn hier entstehen ja nicht die verlorenen Teile wieder, sondern andere, eben Wundnarbengewebe.

Nach dem Ort und der Art, wie das Verlorengegangene ersetzt wird, kann man mehrere Formen von Restitution unterscheiden, deren Umgrenzung und vor allem deren Bezeichnung leider von den verschiedenen Autoren ganz verschieden gefaßt wird[48]). Insbesondere hat das Wort „Regeneration", das oft gleichbedeutend mit Restitution, oft aber auch in ganz speziellem Sinn gebraucht wird, einen recht verschiedenen Inhalt. Unter diesen Umständen ist es wohl am besten, auf diese Ausdrücke ganz zu verzichten und deutsche Bezeichnungen einzuführen. Wir unterscheiden:

---

48) Ungerer 1919 Die Regulationen der Pflanzen. (Roux's Vorträge und Aufsätze 22.) Leipzig.

1. Wiederbildung, wenn das verlorene Organ an gleicher Stelle wieder gebildet wird;

2. Neubildung, wenn in der Nähe des verlorenen Organs ein neues entsteht;

3. Neuentfaltung, wenn eine ruhende Organanlage durch den Verlust zum Austreiben veranlaßt wird.

Ein sehr einfacher Fall von Wiederbildung liegt vor, wenn ein Wachsüberzug oder eine Cuticula, die entfernt wurden, wieder neu entsteht[49]). Erheblich komplizierter sind die Wiederbildungsrestitutionen, die bei einzelnen Zellen auch höherer Pflanzen zu finden sind. So kann man z. B. durch Plasmolyse das Protoplasma gewissermaßen seiner Zellhaut berauben, und es bildet sich in manchen Fällen eine neue Zellhaut. Die so vervollständigte Zelle kann dann das Wachstum und die Entwicklung wieder aufnehmen.

Wiederbildung der verloren gegangenen Teile ist dann sehr verbreitet bei Algen (insbesondere bei den Siphoneen) und bei Pilzen, auch bei den hochdifferenzierten Hutpilzen.

Bei höheren Pflanzen kann nach Entfernung der Wurzelspitze deren Neubildung aus der Wundfläche erfolgen, vorausgesetzt, daß nur ein kleines Stück des Vegetationspunktes, höchstens in einer Länge von 0,5 mm, entfernt worden ist. Entsprechende Eingriffe am Vegetationspunkt eines Sprosses haben nicht den gleichen Erfolg. Auch nicht alle Wurzelspitzen verhalten sich gleich; bei den Farnen z. B. fehlt eine solche Restitution. Dagegen führt die Abtragung einer Längshälfte sowohl am Vegetationspunkt von Wurzeln und von Sprossen, wie auch von jungen Blättern recht häufig zu deren Wiederbildung. Alle diese Erscheinungen sind aber durchaus auf jugendliche, embryonale Gewebe beschränkt.

Sehr viel verbreiteter ist die Restitution durch Neubildung. Hier tritt also in einer gewissen Entfernung unter der Wunde oder im Innern eines Callus die Neuanlage der fehlenden Organe auf. Auch an quer abgeschnittenen Sproßvegetationspunkten können solche Neubildungen auftreten, die manchmal Wiederbildung vortäuschen[50]). Sehr verbreitet ist sie z. B. an den Stümpfen gefällter Bäume, wo ein cambiogener Callus massenhaft Knospen produziert. Solche Neubildung von Knospen findet bei vielen Pflanzen auch an abgeschnittenen Wurzelstücken statt und selbst Ausschnitte mitten aus der Kartoffelknolle sind zur Sproßbildung befähigt. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle die Entstehung dieser Sprosse eine endogene ist, wie normal bei Wurzeln, so fehlt es doch nicht an Beispielen, in denen die Neubildung von Epidermiszellen ausgeht. Die Art, wie Begonien aus Blättern vermehrt werden, ist bekannt: werden die Blätter, mit Einschnitten durch den Hauptnerven versehen, auf feuchten Sand gelegt, dann bildet sich an jedem basalen Schnittende aus dem Nerven ein Callus, an dessen Aufbau auch die Epidermiszellen beteiligt sind. Durch Wachstum und Teilung einer Epidermiszelle des Callus wird dann der neue Sproß hergestellt, der sich bewurzelt und selbständig wird. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß bei diesem Objekt, auch in einiger Entfernung vom Callus, aus unveränderten Epidermiszellen neue Sprosse sich

---

49) Tittmann 1897 Jahrb. wiss. Bot. **30** 116.
50) Linsbauer 1915 Denkschr. d. Wiener Akad. **93**.

erheben können, so daß also einer normalen Epidermiszelle dieser Pflanze zweifellos die Fähigkeit zukommt, eine Knospe zu erzeugen. Man sieht daraus, daß die Callusbildung keine notwendige Vorbedingung für die Sproßbildung ist.

Neuentfaltung tritt dann auf, wenn in der Nähe der Wunde schon die Anlage des betreffenden Organes in ruhendem Zustand vorhanden ist. So sieht man häufig schlafende Knospen an Bäumen austreiben wenn die Spitze der Triebe entfernt wurde. Es gibt aber neben solchen makroskopisch sichtbaren Anlagen auch andere nur mikroskopisch nachweisbare. An den Blättern von Bryophyllum bleiben an der Einkerbungsstelle gewisse Zellen embryonal und sie wachsen nach Abtrennung der Blätter von der Pflanze zu Sprossen aus.

Aehnlich wie Sprosse können auch Wurzeln nach Verletzungen an Wurzeln, Stengeln oder Blättern entstehen, und zwar sowohl aus schon vorhandenen Anlagen, wie auch aus vollkommenen Neubildungen. Diese sehr verbreitete Eigenschaft der Pflanzen, abgeschnittene Zweige durch Wurzelbildung zu vervollständigen, benutzen die Gärtner in ausgedehntem Maße bei der sog. Vermehrung durch Stecklinge. Die Wurzelbildung wird durch Feuchtigkeit und hohe Temperatur sehr befördert. Dagegen geht der Pflanze im allgemeinen die Fähigkeit ab, abgeschnittene Blätter oder Blatteile zu ersetzen. Eine Ausnahme macht die jugendliche Pflanze von Cyclamen persicum[51]). Wird hier die Blattspreite abgeschnitten, so entsteht in geringer Entfernung vom Wundrand an beiden Flanken des Blattstieles eine Wucherung, die zur Ausbildung eines Organs führt, das nach äußerer Form und innerem Bau als eine Blattlamina bezeichnet werden muß. Nach den Ausführungen Goebels handelt es sich hier aber nicht etwa um eine Wiederbildung, wie an der dekapitierten Wurzelspitze, sondern um die Entfaltung einer Anlage, die für gewöhnlich verkümmert. — In der Regel entstehen bei der Restitution nicht solche Organe von begrenztem Wachstum, sondern neue Vegetationspunkte, und als typische Reaktion auf die Entfernung der Blattspreite sehen wir gewöhnlich ein Absterben und Abgliedern des nutzlosen Blattstiels eintreten (vgl. S. 103).

Die angeführten Beispiele von Erfolgen der Verwundung haben uns mit einer Fülle von Restitutionen bekannt gemacht: die Pflanze besitzt die Fähigkeit, fehlende Teile wieder zu bilden, und da müssen auch Zellen, Gewebe, Glieder, deren Entwicklung in der normalen Ontogenese abgeschlossen ist, wenn ihr Zusammenhang mit den übrigen Teilen der Pflanze gestört wird, zu neuer Gestaltung schreiten. Restitutionen treten ebenso an den abgeschnittenen Teilen wie an den restierenden Stumpfen auf. Wir werden nicht umhin können, anzunehmen, daß die Befähigung zu derartigen Lebensäußerungen in jeder protoplasmatischen Zelle vorhanden ist und nur für gewöhnlich durch die Beziehungen der Teile untereinander unterdrückt wird.

Ursachen der Restitution. Gewisse äußere Bedingungen, Temperatur, Feuchtigkeit etc. sind allgemein die Voraussetzung einer Restitution. Wenn aber diese Bedingungen erfüllt sind, sehen wir bei manchen Pflanzen jedes beliebige Organ zur Restitution schreiten,

---

51) Hildebrand 1898 Die Gattung Cyclamen. Jena; 1906 Ber. Bot. Ges. 24 39. Winkler 1902 Ber. Bot. Ges. **20** 81. Goebel 1902 Biol. Cbl. **22** 435.

während bei anderen nur junge Zellen dazu befähigt sind, oder das Restitutionsvermögen überhaupt fehlt. Das sind spezifische und unerklärliche Differenzen. Von ihnen abgesehen, finden wir aber, daß allgemein die niederen Pflanzen, die eine geringe Gewebedifferenzierung aufweisen, leichter regenerieren, als die höheren Pflanzen, und bei den letzteren pflegt die Restitutionsfähigkeit in dem Maße abzunehmen, als die Gewebedifferenzierung fortschreitet. Auch bei so eminent restitutionsfähigen Pflanzen, wie den Lebermoosen, sind die am einseitigsten ausgebildeten Zellen, wie die Wurzelhaare oder die Schleimzellen, nicht mehr imstande, die ganze Pflanze aufzubauen, was z. B. die Assimilationszellen können. Es ist deshalb wahrscheinlich, wenn auch nicht exakt zu erweisen, daß sämtliche Zellen des Organismus bei ihrer Anlage die Fähigkeit haben, den ganzen Organismus aufzubauen — daß sie aber diese Fähigkeit immer mehr verlieren, je mehr sie speziellen Funktionen zu dienen haben [52]).

Die Ursachen der Restitution sind bis jetzt mehr in negativer Hinsicht bekannt. So können wir vor allen Dingen sagen, daß nicht etwa die Verwundung als solche Restitution auslöst. Vielfach kann ein Objekt sehr schwer verwundet werden, namentlich durch Längsschnitte, ohne daß Restitution eintritt, während umgekehrt die Restitution erfolgt, wenn Querwunden oder gar die Entfernung der Rinde in einer ringförmigen Zone eingetreten sind. Vielfach beobachtet man auch ohne alle Verwundung Restitution. Sprosse auf den Blättern von Begonia, Bryophyllum oder Utricularia treten z. B. nicht nur auf, wenn diese Blätter abgeschnitten werden, sondern auch nach Entfernung oder Inaktivierung der Vegetationspunkte. Eine „Inaktivierung“ läßt sich z. B. herbeiführen durch mechanische Wachstumshemmung (Eingipsen), durch chemische Wachstumshemmung (Wasserstoffatmosphäre) und eventuell schon durch Verdunklung. Auf jede dieser Einwirkungen hin hat man Restitution beobachtet. In manchen Fällen genügt es schon, das wachsende Organ durch einen bis aufs Holz gehenden Ringelschnitt von der übrigen Pflanze abzutrennen, um eine Ersatzbildung zu bewirken [54]).

Frägt man dann weiter, worin nun eigentlich die Einflüsse des wachsenden bzw. funktionierenden Organs bestehen, weshalb seine Tätigkeit andere Organe an der Entwicklung hindert, so müssen wir gestehen, daß wir das nicht wissen. Doch sind vielfach Gedanken über die Beeinflussung ausgesprochen worden, die wenigstens den Wert haben, zu neuen Forschungen anzuregen. Im allgemeinen sucht man nach stofflichen Beziehungen zwischen den Teilen der Pflanze und kann dann entweder mit Errera [55]) annehmen, daß vom funktionierenden Organ Hemmungsstoffe ausgehen, oder daß umgekehrt dieses Organ gewisse Stoffe an sich reißt, die somit den anderen Teilen entzogen werden. Die letztere Hypothese ist eingehender diskutiert worden; insbesondere hat man mit der Möglichkeit einer

---

52) Goebel 1905 Flora **95** 384.

53) Goebel 1902 Biol. Cbl. **22** 385; 1905 zit in 52; 1908 Experimentelle Morphologie Leipzig. Klebs 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena. Mc Callum 1905 Bot. Gaz. **40** 97 u. 241. Voechting 1906 Bot. Ztg. **64** 101.

54) Voechting 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 144.

55) Errera 1905 Bull. Soc. bot. Belgique **42** 27.

bloßen Wasserentziehung oder auch der Entziehung von „Nährstoffen“ — wobei man wohl gewöhnlich organische Baustoffe im Sinn hat — gerechnet. Daß die Auslösung einer Organbildung nach Verletzung nicht einfach auf Wasserzufuhr, ihr Ausbleiben im normalen Gang der Entwicklung nicht auf Wassermangel beruht[56]), läßt sich in gewissen Fällen sehr gut nachweisen, so z. B. bei den Achselknospen der Kotyledonen von Phaseolus, die sich stets entwickeln, wenn das Epikotyl am Wachsen gehemmt wird. Das gleiche gilt für die Wurzelbildung, die oberhalb von jedem Quereinschnitt in einem Phaseolusstengel erfolgt. Sie tritt nicht etwa deshalb ein, weil die betreffenden Zellen jetzt reichlicher Wasser erhalten als früher, denn sie erfolgt, selbst wenn der Stamm welk ist, und sie läßt sich durch Längsschnitte nicht erzielen, selbst wenn diese in Wasser eintauchen[57]).

Die „Ernährungstheorie“ wird namentlich von Goebel[58]) vertreten. Er nimmt an, daß die Nährstoffe (die Baumaterialien) sich in der intakten Pflanze in ganz bestimmten Bahnen bewegen. So soll schon bei der normalen Ontogenese die Art und die Menge des Baumateriales darüber entscheiden, was aus einer Zelle oder einem Gewebekomplex wird. Die Restitution soll dann von der normalen Entwicklung nicht prinzipiell verschieden sein; durch Inaktivierung der normalen Verbrauchsorte oder durch Unterbrechung des Zusammenhanges mit ihnen sollen andere Stellen instand gesetzt werden, sich zu entwickeln. In der Tat machen zahlreiche Beobachtungen[59]) über Restitution es wahrscheinlich, daß Stoffe, die für gewöhnlich von den Vegetationspunkten angezogen werden, nun nach deren Abtrennung oder Inaktivierung zu Restitution führen. Ob es sich da freilich einfach um Assimilate handelt oder ob auch andere, nicht näher bekannte Stoffe eine Rolle spielen, sei dahingestellt.

6. Polarität.

Ueberall wo ein Vegetationspunkt gegeben ist, ja manchmal schon ohne ihn, tritt uns das Problem der Polarität entgegen. Bereits S. 140 ist auf die polaritätsbestimmende Wirkung äußerer Faktoren beim Thallus hingewiesen worden, und S. 143 wurde ausgeführt, daß auch bei der Entwicklung des Kormus aus der Eizelle sofort die zwei Pole auftreten. So steht also die Frage nach den Ursachen der Polarität ganz zu Anfang bei der Betrachtung der Entwicklung, und wenn sie erst hier zur Besprechung kommt, so hat das den Grund, daß auch die Restitutionen und Transplantationen wichtige Aufschlüsse über die Polarität geben.

Restitution und Polarität. Entfernt man die Spitze eines Sprosses, so treibt die der Wunde benachbarte, also die höchststehende Knospe aus; wird das Wurzelende entfernt, so bildet die ihm zunächst entstandene Seitenwurzel den Ersatz. Es können aber, wie schon gelegentlich erwähnt, Wurzeln an Sprossen und Sprosse

56) Klebs 1903 zit. in 53.
57) Mc Callum 1905 zit. in 53. Goebel Exp. Morphologie S. 174. Voechting 1906 zit. in 53.
58) Goebel Exp. Morphologie.
59) Loeb 1917/1918 Bot. Gaz. **62** 293, **65** 150. Goebel 1916 Biol. Cbl. **36** 193. Simon 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 593. Winkler Handwörterbuch Naturw. „Restitution“.

an Wurzeln, ferner Wurzeln und Sprosse an Blättern auftreten; auch dann ist ihre Stellung eine gesetzmäßige. Ein mit Knospen besetzter Weidenzweig bildet im feuchten Raum am oberen Ende nur Laubsprosse, am unteren nur Wurzeln aus, und die Größe der Sprosse nimmt zu, je näher sie dem oberen Ende, die der Seitenwurzeln, je näher sie der Basis stehen. Wie VOECHTING[60]) gezeigt hat, ist diese Verteilung der Organe und auch ihre relative Größe zwar abhängig von äußeren Einflüssen, wie Feuchtigkeit, Schwerkraft und Licht, aber sie ist nicht in erster Linie von diesen Faktoren bedingt; vielmehr besteht in dem Zweig eine Polarität aus inneren Gründen, und diese läßt sich durch äußere Kräfte zwar modifizieren, aber nicht völlig überwinden. Fig. 60 zeigt einen Coleussproß, der sich in inverser Lage befindet, mit der Spitze in feuchten Sand gesteckt ist; die Wurzeln sind an der morphologischen Basis ent-

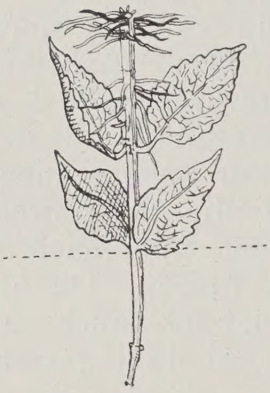


Fig. 60. Coleussproß nach LUNDEGARDT. Mit der morphologischen Spitze in Sand gesteckt. Die Wurzeln sind an der Basis aufgetreten.

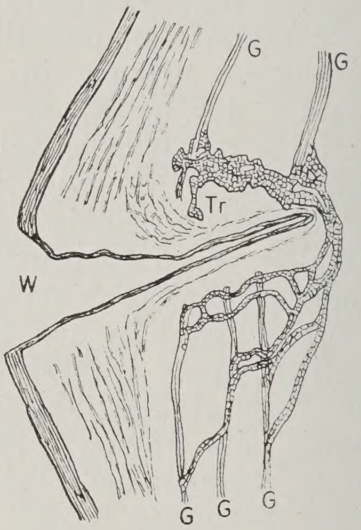


Fig. 61. Peripherer Längsschnitt durch eine halb durchschnittene Wurzel von Scorzonera hispanica. *G* Gefäß, *W* Wunde, *Tr* Verbindungsstränge aus Tracheiden. Vergr. 16×. Nach SIMON.

standen. Auch bei Marchantia und ähnlichen Lebermoosen, die eine geradezu erstaunliche Restitutionsfähigkeit haben[61]), entsteht die Neubildung stets an der Spitze des alten Teiles; selbst kleinste Ausschnitte des Thallus zeigen eine polare Differenzierung, und man kann kaum zweifeln, daß in jeder einzelnen Zelle ein Gegensatz zwischen Basis und Spitze existiert. Diesen polaren Bau der Einzelzelle haben uns schon MIEHES Versuche an Cladophora gezeigt (S. 102) und wir werden S. 155 weitere Beweise für ihn kennen lernen. Erinnern wir uns nun daran, daß bei niederen Organismen die Bestimmung darüber, was Basis und was Spitze des Pflanzenkörpers werden soll, vielfach durch äußere Momente getroffen wird und durch solche auch nachträglich noch geändert werden kann — bei Bryopsis z. B. durch das Licht — so müssen wir sagen, die höheren Pflanzen verhalten sich in dieser Beziehung anders. Schon am Embryo der Phanerogamen, an der Brutknospe von Marchantia besteht die Sonde-

60) VOECHTING 1878 Organbildung. Bonn.

61) VOECHTING 1885 Jahrb. wiss. Bot. **16** 367. KREH 1909 Nora acta ac. Leop. **40**.

rung in Basis und Spitze. Die Polarität hängt hier lediglich von inneren Ursachen ab und es gelingt im allgemeinen nicht, sie umzukehren[62]). Die Erscheinungen der Restitution lehren uns aber, daß die schon nach den ersten Zellteilungen am Phanerogamenembryo auftretende Gliederung in Sproß und Wurzel nicht eine Trennung des Protoplasmas in zwei Teile bedeutet, von denen der eine nur Wurzel-, der andere nur Sproßnatur hat, sondern daß in jeder einzelnen Zelle die Fähigkeit, beiderlei Organe zu bilden, dauernd vorhanden bleiben muß. Es kann also nur die fortwährende gegenseitige Beeinflussung der Teile die einseitige Entwicklung des Sprosses wie der Wurzel bedingen. Es bedarf ja kaum der Erwähnung, daß die Wurzel sich im Prinzip geradeso verhält wie der Sproß, daß sie an ihrer Basis Sprosse, an ihrer Spitze Wurzeln produziert. Da dieser polare Gegensatz also nur durch Korrelation festgehalten wird, so kann es uns nicht wundern, wenn er in einzelnen Fällen auch wieder verwischt wird, wenn z. B. bei Neottia und Anthurium anscheinend ohne äußere Eingriffe der Vegetationspunkt der Wurzel seine Haube abwirft und Blätter produziert[62a]).

In neuerer Zeit hat namentlich Goebel[63]) und seine Schüler auf zahlreiche Fälle von Restitution aufmerksam gemacht, bei denen eine Polarität überhaupt nicht hervortritt. Dies trifft z. B. für das Laubblatt zu, an dem häufig nach Stecklingsbehandlung nur Wurzeln, und zwar an der Basis auftreten, das aber, wenn es außerdem auch noch Sprosse erzeugt, diese nicht etwa an der Spitze produziert, sondern an der gleichen Stelle wie die Wurzeln, d. h. an der Basis. Und doch äußert sich am Blatt in anderen Fällen die Polarität, im Gegensatz von Basis und Spitze, sehr deutlich. Werden die Rippen von Begoniablättern durchschnitten, so treten die Adventivsprosse stets an der Basis, nie an der Spitze auf. Gehen von durchschnittenen Gefäßbündeln Ersatzbündel aus, so beginnen diese immer am oberen Rand der Wunde und sichern[64]) die Verbindung nach unten (Fig. 61).

Wenn Goebel, wie wir oben sahen, Nährstoffströme in der Pflanze verantwortlich macht für das Auftreten von Restitution, so sucht er durch solche auch den Ort zu verstehen, an dem die Restitution auftritt. Die normalen Ströme sollen auch nach der Verletzung weitergehen — ihre Unterbrechung an der Wundstelle führt zu einer Stauung und dadurch zur Restitution. Erfolgten also diese Ströme polar, so wird auch bei der Restitution Polarität eintreten; waren sie apolar, so wird die Polarität ebenfalls apolar ausfallen. Auch Simon[65]) findet in der Stauung von Kohlehydraten die Ursache der Restitution. Wenn aber diese Stauung an der Blattbasis stattfindet, so hat das nach ihm die Ursache, daß eben eine Polarität besteht, die ihrerseits als Ursache für die Stromrichtung dient.

Im Anschluß an diese Erscheinungen soll auch noch von einer Aeußerung der Polarität die Rede sein, die nach Eingriffen in die

---

62) Voechting 1906 Bot. Ztg. **64** 101.
62a) Lit. bei Goebel 1900 Organographie 1. Aufl. **2** 435.
63) Goebel 1908 Exp. Morphologie.
64) Freundlich 1908 Jahrb. wiss. Bot. **46** 137. Simon 1908 Ber. Bot. Ges. **26** 364.
65) Simon 1920 Zeitschr. f. Bot. **12** 593.

bestehenden Zusammenhänge der Pflanze erfolgen, ohne daß dabei gerade eine Restitution vorläge[65a]). Wird der Hauptstamm eines Baumes abgeschnitten, so erfolgt im Anschluß an den jetzt die Führung übernehmenden höchsten Seitenzweig eine Verlagerung der Holzfasern im Sinne der Pfeile der Fig. 62, 2. Zunächst zerfallen die Cambiumzellen an der Spitze des Hauptstammes in kurze Segmente, und aus diesen gehen dann durch Auflösen der Längswände quer verlaufende Gefäße und Siebröhren hervor. Später aber wachsen die Cambiumzellen schräg oder quer in der Richtung zu neuen langgestreckten Elementen aus, und aus diesen bilden sich dann Gefäße und Siebröhren, die gleich der Anlage nach die richtige Lage aufweisen. Aehnliche Umlagerungen findet man auch am Wurzelansatz, an Wurzelverwachsungen und an „verkehrten" Pflanzen (vgl. S. 61). Hier werden aber oft zu weitgehende Anforderungen an die Umlagerung gemacht und es kommt zu Knäuelbildungen, von denen alsbald die Rede sein soll (S. 155).

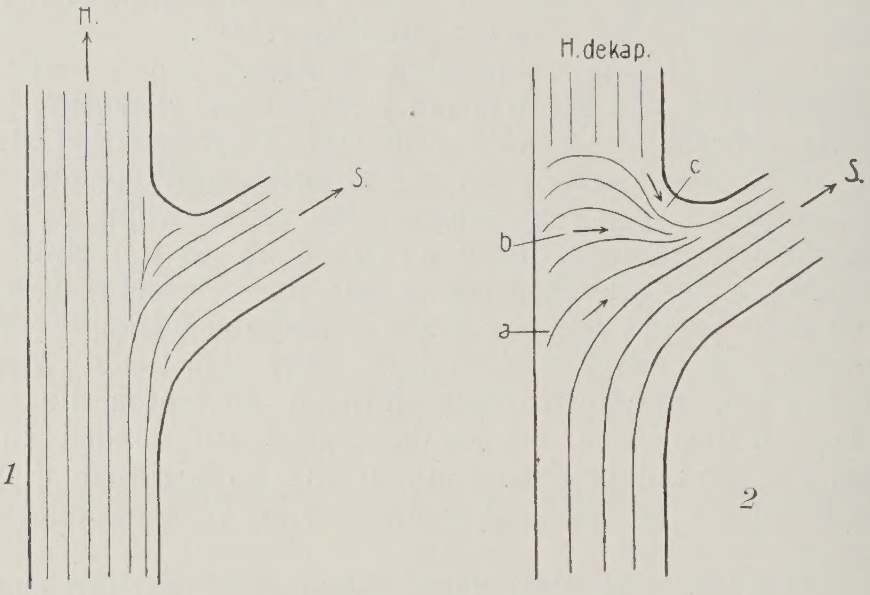


Fig. 62. *1* Tilia, Astansatz. Schema. Die Elemente der Holzes verlaufen im Haupttrieb *H* parallel zu dessen Längsachse; die Elemente des Astes *S* gehen am Astansatz in die des Haupttriebes über. *2* Dasselbe Objekt nach Dekapitation des Haupttriebes. Die Elemente des Haupttriebes haben sich bei *a* um 45°, bei *b* um 90°, bei *c* um 180° verlagert im Sinne eines Anschlusses an den Seitentrieb *S*, der jetzt dominiert. Nach Neeff.

Transplantation und Polarität. Die Transplantation, die künstliche Verwachsung[66]) eines Pflanzenteils mit einem anderen, die in der Gärtnerei schon lange verwendet wird, ist in der Wissenschaft namentlich durch Voechtings Versuche zu Bedeutung gekommen.

Die einfachsten Verwachsungserscheinungen sind von Voechting[67]) studiert worden. Er entnahm einer Rübe durch geeignete Einschnitte ein kubisches Stück und setzte es in der ursprünglichen Lage wieder in die Wundstelle ein. Bei passenden Verbänden erfolgt rasche Einheilung, indem die Zellen, die durch den Schnitt nicht

65a) Neeff 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 465; 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61**. Janse 1921 (Ann. jard. Buitenzorg **31** 167.) Bot. Cbl. N. F. **1** 10.

66) Ueber den Vorgang der Verwachsung vergleiche man: Herse, Schmitthenner und Ohmann zit. in Zeitschr. f. Bot. **1** 305.

67) Voechting 1892 Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.

verletzt wurden, alsbald anfangen sich vorzuwölben, zu sprossen und da, wo sie aufeinander treffen, miteinander zu verwachsen. Auch neue Gefäßbündelverbindungen zwischen dem eingesetzten Stück und dem Gewebe der Rübe werden hergestellt, und nach kurzer Zeit kann man nur an einzelnen Stellen (*gg* in Fig. 63 I), wo die Verwachsung unterblieb, überhaupt noch feststellen, daß hier früher eine Trennung bestand. In ähnlicher Weise kann man an einem Zweig ein Rindenfenster ausschneiden und wieder einheilen lassen. Die Verwachsung tritt ein, wenn genügend protoplasmahaltige, wachstumsfähige Zellen vorhanden sind; fehlen diese, wie im älteren Holz, so ist sie unmöglich; sind sie nur an einer bestimmten Stelle, z. B. im Cambium vorhanden, so tritt auch nur eine lokale Verwachsung ein.

Wird nun aber der ausgeschnittene Teil der Pflanze in *anderer Orientierung* in den Wundraum eingefügt, wird z. B. oben und unten, oder innen und außen vertauscht, so tritt zwar auch Verwachsung ein, allein nach kürzerer oder längerer Zeit macht sich eine Störung bemerkbar; es bildet sich eine Geschwulst, die in extremen Fällen den Tod der Pflanze herbeiführt. Ursache dieser Geschwulst ist die *Polarität*, die in jeder einzelnen Zelle in der Längsrichtung besteht. Vergleicht man Fig. 63 *I*, ein normal eingesetztes Stück der Rübe, mit Fig. 63 *II*, einem verkehrt eingesetzten, so bemerkt man, wie im letzteren Fall die Gefäßverbindung gestört ist: Die Polarität der Gefäße äußert sich darin, daß ihre „Wurzelpole", die an der oberen Verwachsungsstelle zusammentreffen, sich nicht vereinigen können; die Neubildungen suchen umzubiegen und sich *seitlich* an alte Gefäße in der Art anzulegen, daß sie gleichsinnig mit diesen orientiert sind. Die Fig. 64 zeigt des näheren die Art der Verbindung der Gefäße, wobei deren Polarität durch Pfeile angedeutet ist. Nicht allen Zellen gelingt aber so der richtige Anschluß; die Störungen durch die abnorme Orientierung dauern fort, und es kommt zu lebhaftem Wachstum, zu einer Geschwulst- und Knäuelbildung, wie sie sonst durch Parasiten veranlaßt zu sein pflegt. — Neben der Polarität in der Längsrichtung existiert auch eine in radialer Richtung. Eine Vertauschung der Innenseite eines ausgebohrten Rübenstückes mit der Außenseite verhindert also in ähnlicher Weise die Verwachsung wie eine Umkehrung in der Längsrichtung. Im normalen Entwicklungsgang wird aber die radiale Polarität z. B.

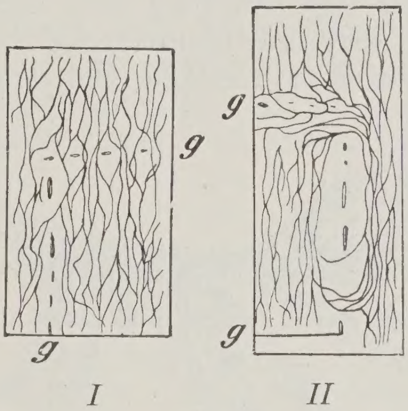


Fig. 63.

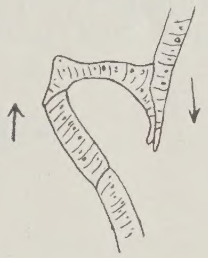


Fig. 64.

Fig. 63. Verwachsung transplantierter Rübenstücke. *I* Tangentialschnitt durch das linke obere Ende eines normal eingefügten Gewebestückes. Die Grenzen desselben durch Unterbrechungen *gg* angedeutet. Längslinien = Gefäße. Etwa nat. Gr. *II* Ebensolcher Schnitt durch ein longitudinal verkehrt eingesetztes Stück. Gefäßbündelverwachsungen fast nur auf der Längsseite. Etwa nat. Gr. Nach VOECHTING.

Fig. 64. Zwei Gefäßreihen von Cydonia japonica, die ihre Wurzelpole einander zukehren. Eine gekrümmte Gefäßzelle stellt die Verbindung zwischen ihnen her. Vergr. 120. Nach VOECHTING.

bei Corydalis solida umdifferenziert, wenn aus einem Bogen des Cambiums in der Knolle eine rein radiär gebaute Knolle entsteht[68]).

So wenig wie bei den Restitutionen können wir bei den Transplantationen die Ursache der Polarität zurzeit feststellen und so werden wir uns auch für die normale Organogenese begnügen müssen zu konstatieren, daß auch bei ihr die Polarität gegeben ist.

7. Symmetrie.

Auch die Symmetrie wird meistens schon am Vegetationspunkt bestimmt; dementsprechend kann schon dieser radiär, bilateral oder dorsiventral gebaut sein. Einen typischen dorsiventralen Vegetationspunkt hat z. B. Utricularia oder Salvinia, und in diesen Fällen ist es wohl nicht möglich, irgendeinen Einfluß auf die Symmetrie zu gewinnen. Anders wenn der Vegetationspunkt radiär ist und aus ihm ein dorsiventraler Sproß oder eine dorsiventrale Wurzel hervorgeht. Da sind natürlich irgendwelche von außen kommende oder aus den Beziehungen der Organe resultierende Einflüsse tätig. So ist bekannt[69]), daß durch einseitige Beleuchtung manche Wurzeln von

Fig. 65. **Araucaria excelsa. Seitenzweig I. Ordnung, als Steckling behandelt, im 6. Jahr. Verkl. Nach** VOECHTING.

Orchideen zu dorsiventraler Struktur gezwungen werden, und die dorsiventrale Ausbildung mancher Kletterpflanzen ist auf die gleiche Ursache zurückzuführen. Daneben kommt der Einfluß von Feuchtigkeit, Schwerkraft und Kontakt in Betracht. Bei den Kletterpflanzen tritt die Dorsiventralität oft spät auf und äußert sich z. B. in der Blattstellung, die der Anlage nach radiär, durch Torsionen zweizeilig wird, so daß die sämtlichen Blätter der Unterlage angepreßt sind; sie äußert sich ferner in der Bewurzelung, die nur auf der Schattenseite auftritt; endlich auch in der inneren Struktur, vor allem einem exzentrischen Dickenwachstum[70]). Da wo die Dorsiventralität früher schon sich geltend macht, kann es auch zu ungleicher Ausbildung der Blätter [Anisophyllie[71])] kommen, die namentlich an kriechenden Sprossen uns entgegentritt.

Besonders häufig ist die Dorsiventralität bei Seitensprossen. So hat der orthotrope Trieb der Haselstaude die Blätter nach $^1/_3$ angeordnet; der Seitenzweig hat annähernd $^1/_2$-Stellung, ist aber

68) JOST 1890 Bot. Ztg. 48 257.
69) GOEBEL 1915 Biol. Cbl. 35 209.
70) TRÜLZSCH 1914 Jahrb. 54 1.
71) FIGDOR 1909 Die Erscheinung der Anisophyllie. Wien.

deutlich dorsiventral. Aehnliche Symmetrieverhältnisse finden sich bei vielen Bäumen, auch bei Nadelhölzern, vor allem der Weißtanne. In der Regel bleibt die Dorsiventralität nur so lange erhalten, als die Abhängigkeit des Seitenzweiges vom Stamme besteht. Wird die Sproßspitze gekappt oder sonst wie außer Funktion gesetzt, so kann der Seitenzweig radiär werden. Allein in manchen Fällen ist die Dorsiventralität auch auf seinen Vegetationspunkt übergegangen und dort so fest fixiert, daß auch ein aus dem Zweig hergestellter bewurzelter und selbständig gewordener Steckling weiter fortfährt dorsiventral zu wachsen. Das auffallendste Beispiel liefern Zweigstecklinge von Araucaria (Fig. 65) nach VOECHTINGS[72]) Versuchen; ebenso verhalten sich Stecklinge von Phyllanthus[73]). In diesen Fällen spricht man von stabil gewordener Dorsiventralität, während sie sonst labil ist. Noch weiter vom radiären Typus entfernt sich ein Organ, das völlig asymmetrisch ist. Das trifft vor allem bei Blättern zu, insbesondere bei Blättern an dorsiventralen Sprossen. Wie GOEBEL gezeigt hat, kann man durch Einschnitte, also wohl in erster Linie Ernährungsstörungen, sonst symmetrische Blätter in asymmetrische verwandeln, und so mag man vermuten, daß auch sonst Ernährungsverhältnisse in erster Linie an der Asymmetrie beteiligt sein dürften.

8. Ausbildung des Kormus.

Im 3. Abschnitt wurde der Vegetationspunkt des Kormus betrachtet. Was an diesem angelegt worden ist, findet dann durch den Prozeß der Streckung seine definitive Größe; es wird außerdem in seinem inneren Bau fertiggestellt.

Streckung. Die Streckung erfolgt sowohl in der Längsrichtung wie in der Querrichtung; meist herrscht ja erstere vor. Beim Sproß werden die Seitenorgane bei dieser Streckung zwar auseinandergezogen, jedoch so, daß es nicht zu Verschiebungen kommt: ein Organ grenzt also in der Jugend an die gleichen Nachbarn, wie im ausgewachsenen Zustand[74]). Daß die Streckung vor allem Wassereinlagerung ist, wurde früher betont. Dieser Prozeß ist, wie nicht anders zu erwarten, weitgehend abhängig von mancherlei äußeren Einflüssen, wie Wasserzufuhr, Beleuchtung, Nährsalzen. Es sei an die starke Ueberverlängerung erinnert, die z. B. durch Lichtmangel, aber auch durch Mangel an Stickstoff bewirkt werden kann (S. 50, 70). Durch starke Wasserzufuhr können selbst ausgewachsene Zellen noch zu erneuter Streckung veranlaßt werden. So entstehen nach Unterdrückung der Transpiration durch Paraffinüberzüge[75]) die sogenannten hyperhydrischen Gewebe, die sich schon äußerlich als Anschwellungen (Intumeszenzen) geltend machen. Umgekehrt kann auch das Streckungswachstum weitgehend gehemmt

72) VOECHTING 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 144.

73) Dafür, daß die Korrelationen zwischen Hauptsproß und Seitentrieb in diesen Fällen chemischer Natur sein können, spricht, daß manche Seitenzweige auch durch den Einfluß von Pilzen radiär werden. So entstehen durch Melampsorella auf der Weißtanne die aus orthotropen Sprossen bestehenden Hexenbesen.

74) SCHUMANN 1899 Morpholog. Studien S. 238. JOST 1899 u. f. Bot. Ztg. **57** 60. LEISERING 1919 (Ber. Bot. Ges.) ist anderer Ansicht.

75) SCHILLING 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 177.

werden, bei Basidiobolus z. B. durch hohe Konzentration gewisser Stoffe, während das embryonale Wachstum fortdauern kann[76]). Hervorzuheben ist aber, daß auch innere Zustände die Streckung beeinflussen. Viele Pflanzen haben so wenig gestreckte Internodien, daß ihre Blätter eine dichtgedrängte Rosette bilden. Diese Rosette wird als solche zwei oder viele Jahre weiter gebaut; ganz plötzlich aber erfolgt eine starke Streckung im Zusammenhang mit der Ausbildung einer Infloreszenz; bei manchen Pflanzen wird sie im zweiten, bei anderen erst in späteren Jahren ausgebildet.

Durch die Streckung wird, so sagten wir, die definitive Größe einer Pflanze hergestellt. Für diese existiert eine Norm, aber es gibt auch Abweichungen von ihr, nach unten und nach oben. Zwerge entstehen durch kümmerliche Versorgung mit Wasser und Nährsalzen, Riesen durch reichliche Düngung und Wässerung. Doch auch innere Faktoren können die Größe bestimmen. Es gibt auch erblichen Riesen- und Zwergwuchs.

Wie die äußere Größe der Gesamtpflanze und ihrer Teile, so schwankt auch die Größe der Zellen[77]) innerhalb weiter Grenzen. Auch die Zellgröße eines einzelnen Gewebes bei einer bestimmten Art ist weitgehenden Schwankungen unterworfen und wird stark durch Außenfaktoren beeinflußt. Trotzdem kann man sagen, daß ein bestimmter Mittelwert charakteristisch ist und spezifisch gelten kann.

Wird ein Organ kleiner ausgebildet als es dem Durchschnitt entspricht, so wird gewöhnlich die Zahl der Zellen am meisten vermindert sein, weniger ihre Größe; es kann aber sogar die Größe der Zellen zunehmen und die stark verminderte Zahl allein zu Zwergwuchs führen. Allgemein kann man jedenfalls sagen, daß die Größe der Zellen keineswegs proportional der der Organe ist.

Morphologische Differenzierung. Die jungen Blattanlagen in einer Knospe sehen zunächst alle gleich aus; sie können sich aber bei den Prozessen der Streckung und der inneren Ausbildung sehr verschieden gestalten, teils so, daß sie immer noch Laubblätter, teils auch so, daß sie Niederblätter oder Hochblätter werden. Man spricht von einer Metamorphose des Blattes.

Jugendformen. In geringerem Ausmaß treten uns Metamorphosen des Blattes überall entgegen. An jedem Keimling oder an jeder austreibenden Knospe zeigen die ersten Blätter andere, meist einfachere Gestalt als die folgenden. Man spricht von Jugend- und Folgeblättern. So zeigen schon die Keimblätter aller Pflanzen eine von den typischen Laubblättern abweichende Gestalt. Sie werden zu einer Zeit angelegt, wo der Pflanze schwer experimentell beizukommen ist und dürften aus diesem Grund nicht so wandelbar sein wie andere Blattgebilde. Auf die Keimblätter folgen dann aber oft sog. Primärblätter. So bei der Bohne, wo sie nur ein einziges Blättchen ausbilden (während die Folgeblätter dreizählig sind), oder bei der Pferdebohne, wo sie kleine dreizähnige Schuppen darstellen. Im ersteren Fall treten nur zwei solche Jugendblätter auf, im zweiten sind sie zahlreich. Die Rundblätter der Campanula rotundifolia machen erst spät den schmalen Folgeblättern Platz, die Folgeblätter des Epheus und der Victoria regia treten erst bei der blühstarken

76) Raciborski 1907 Bull. Ac. Cracovie S. 898.

77) Kraus 1915 Sitzungsber. Physik. med. Ges. Würzburg. Sierp 1913 Jahrb. wiss. Bot. 53 1. Voechting 1918 Unters. zur exp. Anatomie usw. II.

Pflanze auf, bilden sich also im ersten Fall erst nach vielen Jahren, im anderen schon nach Monaten. Von besonderer Wichtigkeit aber ist es, daß es manchmal gelingt, den normalen Entwicklungsgang umzukehren, die Jugendblätter nochmals zur Entstehung zu bringen, nachdem die Pflanze schon Folgeblätter produziert hat. So bei Campanula rotundifolia (vgl. S. 54) durch Herabsetzung der Beleuchtung[78]). Beispiele für vereinfachte Blattformen sieht man ferner bei austreibenden Laubknospen unserer Bäume oder an den Knollen der Kartoffel. Bei letzterer kommen an den Keimsprossen zunächst einige Laubblätter mit einfacher Lamina, dann solche mit größerem Endlappen und zwei kleineren Seitenläppchen, dann solche mit mehreren Fiedern und erst ganz spät die typische „unterbrochen gefiederte" Form. Nimmt man aber der Knospe einen Teil der Reservestoffe, schneidet sie also mit einem kleinen Stück der Knolle heraus, so werden die einfachen Jugendformen in viel größerer Zahl gebildet[79]).

Umgekehrt findet man bei Sprossen, die mit übernormaler Menge von Reserven versehen sind, z. B. an Callussprossen abgeschnittener Bäume Blattformen, die komplizierter und größer sind als die typischen.

Auch die sog. Heterophyllie der Wasserpflanzen, insbesondere der amphibischen Pflanzen, muß an dieser Stelle erwähnt werden, denn wie Goebel[79]) ausführt, handelt es sich bei den submersen Blättern um Jugendformen, bei den Land- oder Schwimmblättern um „Folgeblätter". Und es ist nicht etwa einfach der Einfluß des Wassers, der die Jugendform erzeugt, sondern diese kann sich unter schlechten Ernährungsbedingungen auch an dem in Luft vegetierenden Sproß einstellen (freilich hat das Wasser an sich auch noch bestimmte Einflüsse auf die Ausgestaltung, die hier nicht besprochen werden sollen). Alle diese verschiedenen Blattgestalten, die im Laufe der Entwicklung auftreten, müssen wir der Anlage nach als gleiche Gebilde betrachten, die nur durch äußere und innere Einflüsse eine solche differente Ausbildung erhalten.

Allgemein unterscheiden sich die Jugendformen des Blattes von den Folgeformen auch in ihrer inneren Struktur; die ersten haben den Charakter von Schattenblättern, die letzten den von Sonnenblättern[80]). Bei unseren Bäumen zeigen gewöhnlich die untersten Blätter eines Sprosses Schattencharakter, die oberen Sonnencharakter — ganz unabhängig von der Beleuchtung, die bei ihrer Entfaltung geherrscht hat. Auch bei einem am hellen Licht gehaltenen Sämling der Buche haben die Primärblätter die Schattenstruktur und erst im Laufe vieler Jahre steigert sich bei guter Beleuchtung allmählich die Struktur zum Sonnenblatt. Es hängen also diese Strukturen nicht so ausschließlich vom Licht ab, wie man früher geglaubt hatte[81]) und wie es vielleicht auch bei einjährigen Pflanzen der Fall sein mag[82]), vielmehr sind irgendwelche Ernährungszustände, die in der Knospe wirksam sind, maßgebend für die Ausgestaltung

78) Goebel 1896 Flora **82** 1.

79) Goebel 1908 Exp. Morphologie. Leipzig.

80) Nordhausen 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 483. Schramm 1912 Flora 104. Farenholtz Diss. Kiel 1913.

81) Stahl 1883 Jen. Zeitschr. f. Naturw. **16**.

82) Dufour 1887 Annales sc. nat. Bot. VII **5** 30.

der Blätter. Die bei der Entfaltung eines Blattes herrschende Lichtintensität wirkt freilich auf die Blattstruktur ein, aber diese ist doch so früh schon festgelegt, daß man die Anlage eines „Lichtblattes", die sich im Schatten entfaltet, doch immer noch als Lichtblatt erkennt.

Niederblätter. Bei vielen Bäumen folgen in der Regel auf Laubblätter Niederblätter. Die Ursachen, weshalb die Pflanzen nicht stets gleichgestaltete Laubblätter produzieren, sind natürlich innere, deren Erforschung uns nur wenig zugänglich ist. Freilich die Sukzession dieser Organe ist keine unabänderliche, wir können dieselbe bis zu einem gewissen Grade beeinflussen; die Einsicht, die wir dabei gewinnen, lehrt uns aber nicht mehr, als daß zwischen den einzelnen Organen Korrelationen existieren, deren Störung auch Störungen in der normalen Sukzession bewirken. Ein Beispiel mag das des näheren veranschaulichen. Der normale Laubtrieb unserer Bäume pflegt auf eine größere oder geringere Anzahl von Laubblättern Niederblätter auszubilden, unter deren Schutz der nächstjährige Trieb in der Endknospe ausgebildet wird. Auch in der Achsel der Blätter bilden sich solche Knospen aus, die ebenfalls mit Niederblättern beginnen. Die Niederblätter haben eine ganz andere Funktion als die Laubblätter, und dementsprechend finden wir eine andere Gestalt und eine andere Struktur. Es fehlt ihnen die große chlorophyllhaltige, von Gefäßbündeln durchzogene, dem Licht exponierte Fläche; sie sind klein, derb und dicht aneinander gepreßt. In ihrer ersten Anlage aber unterscheiden sie sich in keiner Weise von den Laubblättern (Fig. 66), und sie zeigen wie diese eine Differenzierung in Blattgrund (*G*) und Oberblatt (*L*). Während dann beim Laubblatt besonders das Oberblatt zu mächtiger Entfaltung kommt, wird dieses bei den „Knospenschuppen" meist gar nicht entwickelt; dafür wird aber der Blattgrund weiter und anders ausgebildet als dort. Entfernt man nun[83]) zeitig im Frühjahr die Laubblätter an

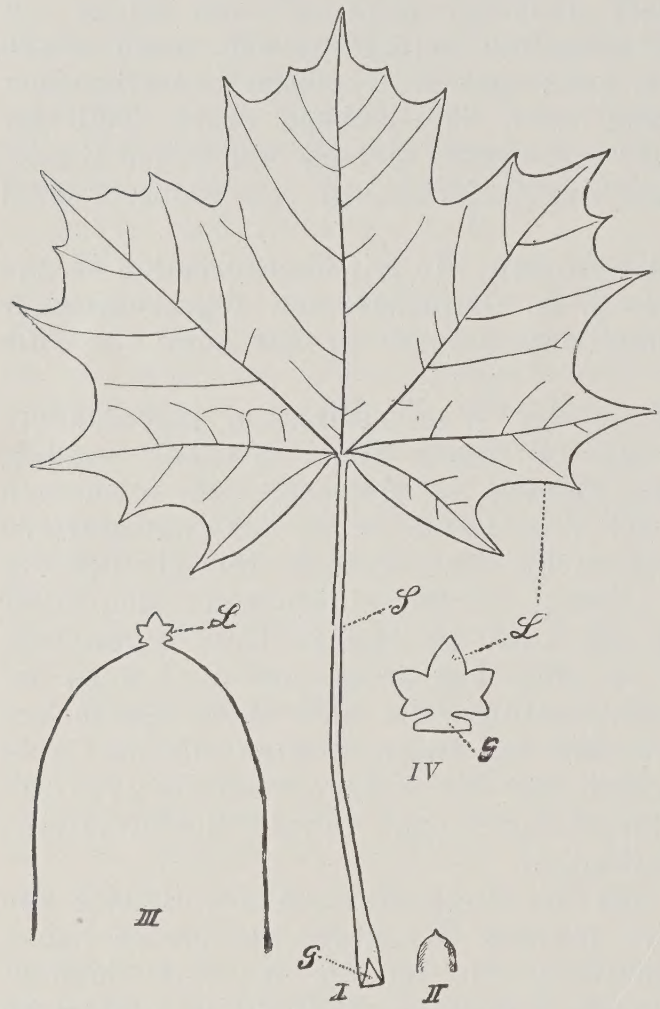


Fig. 66. Acer platanoides. *I* Laubblatt (verkleinert). *II* Knospenschuppe. *III* Junge Knospenschuppe (vergr.). *IV* Junges Laubblatt (vergr. u. schemat.). *G* Blattgrund, *S* Stiel, *L* Spreite. Aus Goebel, Organographie.

83) Goebel 1880 Bot. Ztg. 38 753.

einem treibenden Sproß, so gestalten sich die Blattorgane, die im normalen Entwicklungsgang zu Niederblättern geworden wären, als Laubblätter aus. Dabei werden die untersten derselben von dem Anstoß zur Laubblattbildung getroffen, wenn sie schon mehr oder minder weit in der Niederblattbildung fortgeschritten sind; es entstehen aus ihnen also Uebergänge zwischen Laub- und Niederblättern. Weiter oben aber werden ganz normale Laubblätter entwickelt. Aus dem Erfolg dieses Versuches wird man schließen dürfen, daß auch für gewöhnlich die Niederblätter unter dem Einfluß der Laubblätter entstehen, daß die Tätigkeit einer gewissen Menge von Laubblättern zur Bildung von Niederblättern drängt.

Rhizome. Viel weitergehend werden Sprosse beeinflußt, die sich zu Rhizomen ausgestalten, denn diese sind im Extrem unterirdisch wachsende, nur mit Niederblättern besetzte Sprosse. Solche treten z. B. an der Basis der Sprosse von Circaea lutetiana[84]) als horizontale Ausläufer auf, die zunächst dünne und dann etwas dickere Internodien besitzen. Die Entfernung des Laubsprosses genügt, um einen solchen Niedersproß zu aufrechtem Wuchs und zur Ausbildung von Laubblättern zu veranlassen, also zu einer Wuchsweise zu nötigen, die er normalerweise erst im nächsten Jahre eingeschlagen hätte. Man kann auch das unterirdische Stadium eines Seitenzweiges ganz unterdrücken, wenn man beizeiten oberhalb von einer Knospe, die sich normalerweise zum Ausläufer entwickelt hätte, den Laubtrieb entfernt. Aehnliche Umbildungen von Niedersprossen in Laubsprosse sind auch bei anderen Objekten bekannt geworden. So wie man den Ausläufer von Circaea leicht zum Laubsproß umbilden kann, so kann auch der Laubsproß gezwungen werden, in einen Ausläufer überzugehen; es genügt im Herbst Stecklinge vom Gipfel der Pflanze herzustellen, dann dringt — freilich nicht immer — deren Ende unter Niederblattbildung in die Erde ein. An der normalen blühreifen Pflanze ist jede Achselknospe schon in bestimmter Weise beeinflußt[85]). Schneidet man die einzelnen Blätter mit ihren Achselknospen ab, so werden letztere zum Austreiben veranlaßt und es zeigt sich, daß aus den basalen stets Rhizome, aus den mittleren Laubsprosse, aus den obersten Blütentriebe entstehen. Doch dieser Erfolg tritt nur ein, wenn die Laubblätter vorhanden sind und normal funktionieren, werden sie abgeschnitten oder auch nur verdunkelt, so gehen aus sämtlichen Achselknospen, ganz unabhängig von dem Ort, an dem sie entstanden sind, Laubsprosse hervor.

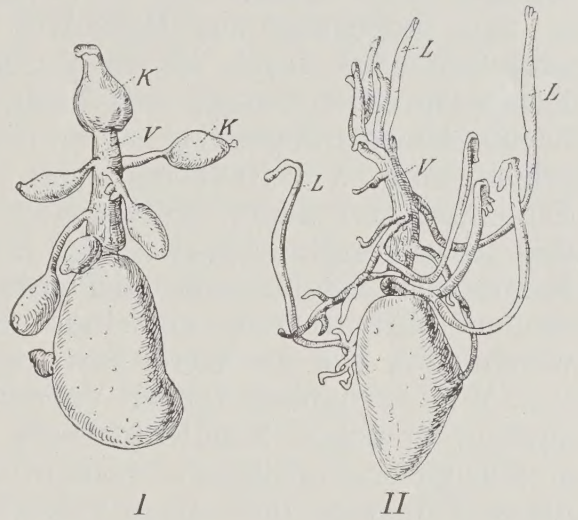


Fig. 67. Knolle der „Marjolin"-Kartoffel. *I* Nach 4—5-wöchentlicher Kultur bei einer Temperatur von 6—7° C. *II* Nach 17-tägiger Kultur in 25° C. Die Wurzeln sind in der Zeichnung weggelassen. *V* Vortrieb, *K* Knollen, *L* etiolierte Laubtriebe. Nach VOECHTING, Bot. Ztg. 1902, Taf. 3.

84) GOEBEL 1908 Exp. Morphologie.
85) DOSTAL 1911 Flora **103** 1.

Die Rhizome der Kartoffel unterscheiden sich von denen der Circaea dadurch, daß sie ausgeprägte Knollen an ihrem Ende erzeugen. Wie zu erwarten, können auch sie durch Entfernung des Laubsprosses zur Laubblattbildung gezwungen werden. — Wir fragen jetzt nach den Ursachen der Knollenbildung bei dieser Pflanze. Anstatt am Ende der basalen Seitensprosse kann man bei manchen Sorten auch den am Ende des Hauptsprosses ausgebildeten sog. „Vortrieb" durch niedere Temperatur (6—7 ^{0} C) zu einer Knolle umbilden (Fig. 67), während er bei 20 ^{0} C zum Laubsproß wird[86]. Auch durch andere Eingriffe kann der Ort der Knollenbildung bei der Kartoffel weitgehend verändert werden; vor allem durch Verdunklung kann man die Knollenbildung sogar an der Spitze der Laubtriebe erzwingen[87]. Auch die Ausläufer von Adoxa, die am Licht ein lebhaftes Längenwachstum besitzen, werden durch Verdunklung zur Einstellung des Längenwachstums und zur Ausbildung eines Knöllchens veranlaßt[88].

Im Gegensatz zur Kartoffel bilden sich die Knollen der Kohlrabipflanze[89] durch lokale Verdickung am oberirdischen Stamm. Dementsprechend zeigt sich auch, daß für diese Knollenbildung das Licht ebenso notwendig ist, wie es bei der Kartoffel hinderlich ist; schon eine Verminderung des Tageslichtes führt zu lebhafter Streckung der zuerst gestauchten Achse. Weiter hat sich ergeben, daß jedes einzelne Blatt in der Knollenregion einen ganz bestimmten Bezirk der Knolle zum Dickenwachstum veranlaßt; Entfernen oder Außerfunktionsetzen einzelner Blätter verursacht demnach Abweichungen von der sonst fast kugligen Gestalt der Knolle.

Wir verdanken ferner Voechting[90] eine große Reihe von Versuchen, in denen Knollenpflanzen an der Ausbildung ihrer Reservestoffbehälter verhindert wurden. Es ist interessant, zu sehen, daß diese Pflanzen ihre Reservestoffe dann in anderen Organen ablagern, und daß diese Organe dadurch eine total veränderte Struktur und Funktion erhalten. Im normalen Leben kommen alle derartige Befähigungen durch Korrelationswirkung nicht zur Geltung. Wir führen zwei Beispiele an. Werden reservestoffbeladene Ausläufer von Oxalis crassicaulis abgeschnitten und im feuchten Raum aufbewahrt, so bilden sie an ihrer Spitze eine normale Knolle. Entfernt man aber alle Vegetationspunkte, so bildet sich trotzdem eine Knolle, entweder durch Vergrößerung der Zellen von 1—2 Internodien, oder gar durch Anschwellung von Niederblättern. Beide Gebilde sind freilich für die Pflanze bedeutungslos, weil sie weder Knospen besitzen noch erzeugen können. Fast noch plastischer ist Boussingaultia baselloides, die normal unterirdische Stengelknollen erzeugt. Solche Knollen konnten aus jeder beliebigen Laubknospe erzielt werden, wenn ein Stengel als Steckling behandelt und eine Blattachselknospe dem Licht entzogen wurde. Stellt man aber einen Steckling in der Weise her, daß seine in der Erde befindliche Basis knospenfrei ist, so bildet sich aus dem basalen Ende der Achse und aus dem Callus eine mächtige Knolle aus, die jahrelang am Leben

86) Voechting 1902 Bot. Ztg. **60** 87.
87) Voechting 1887 Bibliotheca botanica **4**.
88) Stahl 1884 Ber. Bot. Ges. **2** 289.
89) Voechting 1908 Unters. z. Anatomie und Pathologie. Tübingen.
90) Voechting 1899 Jahrb. wiss. Bot. **34** 1.

bleibt, ohne einen Vegetationspunkt erzeugen zu können. Auf die auch hier zu beobachtenden, weitreichenden histologischen Veränderungen des Stengels wollen wir nicht eingehen. Erwähnt sei aber noch, daß sogar Wurzeln knollig anschwellen, wenn die Pflanze keine Achse besitzt, in der sie ihre Reservestoffe deponieren kann; dies ist der Fall, wenn man Blätter als Stecklinge verwendet. So veränderlich sind freilich nicht alle Pflanzen, doch machen uns VOECHTINGS Untersuchungen noch mit manchen interessanten Vorkommnissen bekannt, die wir nicht mehr besprechen können. — Es sieht so aus, als ob die Gegenwart einer gewissen Menge von Reservestoffen auf Ausbildung von Rhizomen und insbesondere von Knollen oder Zwiebeln hindrängt. Die Angaben von DOPOSCHEG[90a]), wonach es bei Gloxinia gelingen soll, durch ein aus Knollen stammendes „Enzym" die Knollenbildung zu veranlassen, bedarf dringend der Nachuntersuchung.

Umdifferenzierung ausgebildeter Organe. Wenn bei Oxalis crassicaulis Niederblätter nachträglich anschwellen und so zu Speicherblättern werden, so haben wir da eine „Umdifferenzierung" eines anscheinend fertig ausgebildeten Organs vor uns, wie sie jedenfalls nicht häufig vorkommt[91]). Indessen zeigen uns gerade die Zwiebeln anderer Oxalisarten, daß wenigstens sehr spät noch ein Funktionswechsel und damit eine Strukturveränderung eintreten kann. Während im allgemeinen die Ausbildung zur Speicherschuppe direkt aus der noch undifferenzierten Blattanlage erfolgt, schwellen bei manchen Oxalisarten[92]) die Basen normaler Laubblätter zu Zwiebelschuppen an und persistieren, während Stiel und Lamina zugrunde gehen. Aehnliche Vorkommnisse führt GOEBEL[93]) für einige Fumariaceen an. Wie weit diese Blattbasen ausgebildet sind, wenn sie der Reiz zur Anschwellung trifft, bleibt noch zu untersuchen.

Innendifferenzierung. Der äußeren Ausbildung des Sprosses läuft die innere Differenzierung parallel. Wo es zweckmäßig schien, ist auf sie schon hingewiesen worden, doch wird dadurch eine zusammenhängende Beschreibung der Differenzierung und Determinierung der embryonalen Gewebe nicht überflüssig. Sie beginnt unmittelbar am Vegetationspunkt und erreicht im völlig gestreckten Teil ihr Ende oder dauert auch noch in Form des Dickenwachstums fort, nachdem die Streckung vollendet ist. Ueber die Ursachen der Ausbildung verschiedenartiger Gewebe und deren charakteristische Anordnung im Sproß wissen wir ganz außerordentlich wenig. Wesentliche Aenderungen gegenüber der Norm können wir in der Regel nur als Restitutionen nach recht gewaltsamen Eingriffen beobachten.

Die Gewebeanordnung steht zunächst einmal unter dem Einfluß der allgemeinen Symmetrie. Ist diese radiär, so sind auch die Gewebe radiär angeordnet; entsprechender Erfolg findet sich bei Dorsiventralität. Es ist nicht zu bezweifeln, daß jede Zelle des Vegetationspunktes zu jedem beliebigen Element werden könnte. Wo Restitution erfolgt, spricht diese eine deutliche Sprache und sagt z. B., daß auch die Epidermis, die bei der normalen Entwicklung nur

---

90a) DOPOSCHEG 1911 Flora **106** 216.
91) WINKLER 1902 Ber. Bot. Ges. **20** 500.
92) HILDEBRAND 1888 Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena.
93) GOEBEL Organographie 1. Aufl. S. 6 u. 586.

aus Dermatogen hervorgeht, doch unter Umständen (vgl. S. 165) auch aus den Zellen des Markes gebildet werden kann. Entsprechendes gilt für andere Gewebe erst recht. Was nun die einzelnen zwingt, zu einem bestimmten Gewebe zu werden, wissen wir nicht. Nur das eine dürfte feststehen, daß Korrelationen dabei eine große Rolle spielen. Halten wir uns etwa an die Gefäße, so können wir sagen, daß diese offenbar durch ihre Umgebung determiniert werden müssen. Das zeigt sich einmal darin, daß ein entwicklungsphysiologsicher Zusammenhang zwischen den Bündeln des Blattes und der „Blattspur" im Stengel besteht, letztere also unentwickelt bleibt, vor allem keine sekundären Gefäße bildet, wenn sie vom Zusammenhang mit dem Blattbündel ausgeschlossen wird. Sodann sprechen gewisse Beobachtungen von Simon[94]) dafür, der sehr auffallende Umdifferenzierungen ausgebildeter Parenchymzellen zu Gefäßen beobachtet hat. Werden Stengel halb durchschnitten, so entwickeln sich aus den Markzellen Gefäßstränge, die vom apikalen Teil des Gefäßbündels zum basalen führen oder quer durch den Stengel hindurch zu den gegenüberliegenden Bündeln führen (Fig. 68). Es muß also irgendein Reiz, d. h. wohl zweifellos ein Stoff von den Bündeln ausgehen, der den sich entwickelnden Gefäßen den Weg zeigt, auf dem eine Verbindung hergestellt werden kann. Und wenn so etwas bei schon ausgewachsenen Parenchymzellen noch nachträglich erfolgen kann, so wird es bei embryonalen Zellen erst recht möglich sein, denn im allgemeinen gelingt es um so leichter, die Entwicklung in andere Bahnen zu lenken, je früher der Eingriff erfolgt. Welche Reize im einzelnen die Richtung solcher Gefäßbahnen, die oft Hindernisse umgehen, bestimmen, wissen wir nicht.

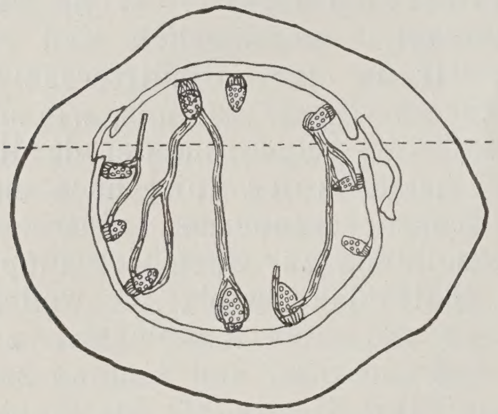


Fig. 68. Querschnitt durch den oberen Teil eines zu $^2/_3$ durchschnittenen Stammes von Achyranthes. 20 Tage nach der Verwundung. Die drei oberhalb der punktierten Linie liegenden Bündel sind intakt, die anderen sieben sind durchschnitten. Die punktierte Linie deutet an, wie tief der Schnitt eingedrungen ist. Verbindungsstränge von den durchschnittenen zu den intakten Bündeln. Vergr. 16×. Nach Simon.

Möglich, daß nur die Richtung der Wasserbewegung von Bedeutung ist[95]), wahrscheinlich, daß die ganzen chemischen Beziehungen, die zwischen lebendem Gewebe bestehen können, maßgebend sind.

Wie sehr der Ort, an dem eine Zelle sich befindet, d. h. also die Beziehungen zu Nachbarzellen maßgebend ist für das, was aus ihr wird, das zeigen die schönen Versuche von Voechting mit Markzellen vom Kohlrabi, die sich als sehr plastisch erwiesen haben. Voechting[96]) schreibt:

„Es ergibt sich, daß den Geweben des Kohlrabi eine große Fähigkeit zur Regeneration zukommt, daß vor allem das Mark des Kohlrabi ein wahrhaft proteisches Gebilde ist.

94) Simon zit. Anm. 64, ebenda auch Freundlich.
95) Winkler 1905 Ann. jard. bot. Buitenzorg 2. Ser. 5 32.
96) Voechting 1908 Unters. z. exp. Anatomie etc. 1 97.

Unter gewöhnlichen Verhältnissen erzeugt es ein Netz konzentrischer Bündel. Unter Wundflächen vermag es Cambium und durch dieses kollaterale Stränge zu bilden, deren Teile normal gelagert sind, der Siebteil nach außen, der Gefäßteil nach innen.

Weiter ist es imstande, eine primäre Rinde mit allen Bestandteilen, mit grünem Parenchym, Sklerenchym, mit Kollenchym und Hartbastzellen, hervorzubringen.

Die regenerierte Rinde aber ist fähig, unter dem anfänglich entstandenen Korke eine neue Epidermis zu erzeugen, die der normalen entweder völlig gleicht oder nur wenig davon abweicht, vor allem Spaltöffnungen bildet.

Erinnern wir uns endlich noch der Bildung des Phellogens mit dem Phelloderm am Umfange der Wundflächen und im Marke des Sprosses über der Knolle, so folgt, daß das Mark direkt oder indirekt alle Gewebe des vegetativen Körpers unserer Pflanze erzeugen kann. Diese Fähigkeit des Markes tritt jedoch nur dann zutage, wenn es auf natürlichem Wege durch Platzen der Knolle oder künstlich durch die Hand des Experimentators an die Oberfläche verlegt wird. Dies ist der entscheidende Punkt. Durch Versetzung an die Oberfläche wird die Markzelle gezwungen, potentiell in ihr schlummernde, unter normalen Verhältnissen nie ans Licht tretende Eigenschaften zu offenbaren. Je nach dem Orte, den sie an der Lebenseinheit einnimmt, verhält sich also die Markzelle in sehr verschiedener Weise. Damit ist eine neue lehrreiche Bestätigung des Satzes geboten, der schon vor langer Zeit aus anderen Tatsachen abgeleitet wurde.

Damals zeigten wir, daß dieselbe Gruppe von Cambialzellen, je nachdem man sie das basale oder das Scheitelende eines Organs einnehmen läßt, zur Grundlage einer Wurzel oder eines Sprosses wird. Heute können wir den Satz auf die Gewebe ausdehnen. Am Marke des Kohlrabi läßt sich dartun, daß aus einem schon differenzierten, aber noch wachstumsfähigen Gewebe jede Zellenform hervorgehen kann, und zwar wieder je nach dem Orte, den der Experimentator ihr anweist.“

Man wird mit der Annahme nicht fehlgehen, daß auch in der normalen Ontogenese der Ort, den eine Zelle einnimmt, maßgebend für ihre Differenzierung und Determinierung sein muß. Der Anlage nach kann aus jeder Zelle alles werden. Wie weit auch in der Normalentwicklung ein Einfluß der ausgewachsenen Teile auf die werdenden sich geltend macht, läßt sich nicht immer sicher beurteilen (vgl. S. 166).

Wurzel. Der Vegetationspunkt der Wurzel bildet keinerlei Seitenorgane, seine für gewöhnlich bestehende radiäre Symmetrie drückt sich also vor allem in der Anordnung der Gewebe, sodann auch in der Querschnittsform aus. Im Zentrum entwickelt sich das radiäre Gefäßbündel; seine Gefäßteile treten in einer bestimmten Zahl auf, doch ist diese keineswegs für eine Spezies konstant; sie zeigt vielmehr schon je nach der Stärke der Wurzel Variationen. Die Zahl der Strahlen nimmt mit der Stärke zu, und da man letztere durch gute oder schlechte Ernährung beeinflussen kann, so trifft das auch für die Strahlenzahl zu. So kann besonders in Seitenwurzeln, die nach Entfernung der Hauptwurzel erstarken, eine Strahlenzunahme beobachtet werden. Auch die Struktur der Hypokotyle

scheint von Einfluß auf die Hauptwurzel des Keimlings zu sein. So wie sie von der Zahl und der Anordnung der Kotyledonen abhängt, so hängt dann anscheinend die Strahlenzahl des Gefäßbündels der Wurzel mit der Gefäßbündelverteilung der Hypokotyle zusammen. Es ist freilich schwer, etwas Sicheres darüber auszusagen, welcher Vorgang der erste, welcher die Folge des anderen ist — denn gerade die ersten entscheidenden Prozesse entziehen sich unserer Wahrnehmung. So könnte man also die Tatsache, daß bei ausnahmsweise auftretender Trikotyledonie[97]) die Hauptwurzel anders gebaut ist als bei Gegenwart von zwei Kotyledonen, so deuten, daß zuerst gewisse innere Differenzierungen im Hypokotyl stattfänden und daß an diese sich dann erst die Ausbildung der Kotyledonen einerseits, der Wurzelstruktur andererseits anschlössen. Wahrscheinlicher scheint uns freilich die Annahme, daß die Anordnung sämtlicher Gefäßbündel in der Hauptachse des Keimes bedingt wird durch die Kotyledonen; kann man doch auch sonst einen Einfluß der Blätter auf die darunter liegenden Gefäßbündel feststellen[98]).

Das Problem aber, wie es kommt, daß eine bestimmte Strahlenzahl im Wurzelbündel auftritt, ist keinesfalls mit solchen Einflüssen der oberen Teile allein zu lösen, denn es tritt uns ja auch in den Seitenwurzeln entgegen und harrt hier noch völlig der Aufklärung.

Erst in großer Entfernung vom Vegetationspunkt erfolgt die Ausgliederung der Seitenwurzeln aus dem Perizykel. In der Regel bilden sich die Anlagen vor den Gefäßteilen, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Gefäßteile tatsächlich den Ort der Wurzelbildung bestimmen. Da die Gefäße aus jeder Zelle des Pleroms hervorgehen können, so dürften auch die Seitenwurzeln aus jeder Perizykluszelle entstehen können. Ist aber die Gefäßbildung determiniert, dann ist auch die Wurzelbildung nicht mehr verschiebbar. Hier hätten wir dann einmal zweifellos einen Einfluß des schon differenzierten Organs auf das werdende. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch im Sproß in ähnlicher Weise gerade Gefäßbündel den Ort von Anlagen bestimmen können. Bei Campanula medium z. B. richtet sich die Orientierung der Karpelle ausschließlich nach dem Kelch; je nach der Anzahl der Quirle, die zwischen diesem und dem Gynaeceum eingeschaltet sind, können also die Karpelle vor den Staubgefäßen stehen oder mit ihnen alternieren. Es wäre möglich, daß die Gefäßbündelanlagen im Kelch den ortbestimmenden Einfluß auf die Karpelle ausübten.

9. Fortpflanzung.

Der Begriff der Fortpflanzung hat sich offenbar im Hinblick auf die höchststehenden Pflanzen und vor allem die Tiere entwickelt. Bei den Tieren pflanzt sich das einzelne Individuum fort, indem es neuen Individuen Entstehung gibt. Da nun aber der Begriff des Individuums nicht auf jede Pflanze übertragen werden kann, so läßt sich auch bei zahlreichen Wachstumsvorgängen oft schlecht entscheiden, ob sie nur einer Fortbildung des alten Organismus oder der Erzeugung eines neuen dienen. Wenn an einer Weide ein Seitenzweig entsteht, der ganz die gleichen Eigenschaften hat, wie der

97) Holden u. Daniels 1921 Annals of botany **35** 461.
98) Jost 1891/93 Bot. Ztg. **49** 485, **51** 89.

Hauptzweig, so wird niemand von einer Fortpflanzung reden, da ja der Zweig nur zur Vergrößerung des Baumes beigetragen hat. Wird aber derselbe Zweig vom Winde abgerissen, so kann er sich bewurzeln und den Ausgang eines neuen Baumes bilden; dann hat also eine Fortpflanzung stattgefunden. Die Isolierung eines Zweiges von den übrigen Teilen der Pflanze, die in diesem Beispiel durch äußeren Zufall erfolgt, tritt in anderen Fällen notwendig und regelmäßig ein, so z. B. bei vielen Rhizomen. Hier werden sämtliche Auszweigungen allmählich durch Absterben der älteren Rhizomteile isoliert und bildet neue, selbständig lebende Pflanzen. Da wird man zweifelhaft sein, wie man den Vorgang nennen soll — anfangs ist es offenbar nur Wachstum und Verzweigung, später ist es Fortpflanzung; aber wo liegt die Grenze? Nicht geringer sind die Schwierigkeiten, wenn wir zu recht einfachen Organismen, etwa den Algen, herabsteigen. Die Spirogyren z. B. bestehen aus zylindrischen Zellen, die zu Zellfäden verbunden sind. Jede einzelne Zelle ist dabei vollkommen selbständig; sie wächst und teilt sich, und so vergrößert sich der Zellfaden. Unter bestimmten äußeren Einwirkungen zerfällt aber der Faden in seine Einzelzellen, deren jede dann weiter wächst und zum Ausgang eines neuen Fadens wird. Betrachten wir den Zellfaden hier als Einheit, so liegt in dem Zerfall in einzelne Zellen eine „Fortpflanzung“ vor, sehen wir aber in der Zelle die Einheit, so kann von einer Fortpflanzung nicht die Rede sein.

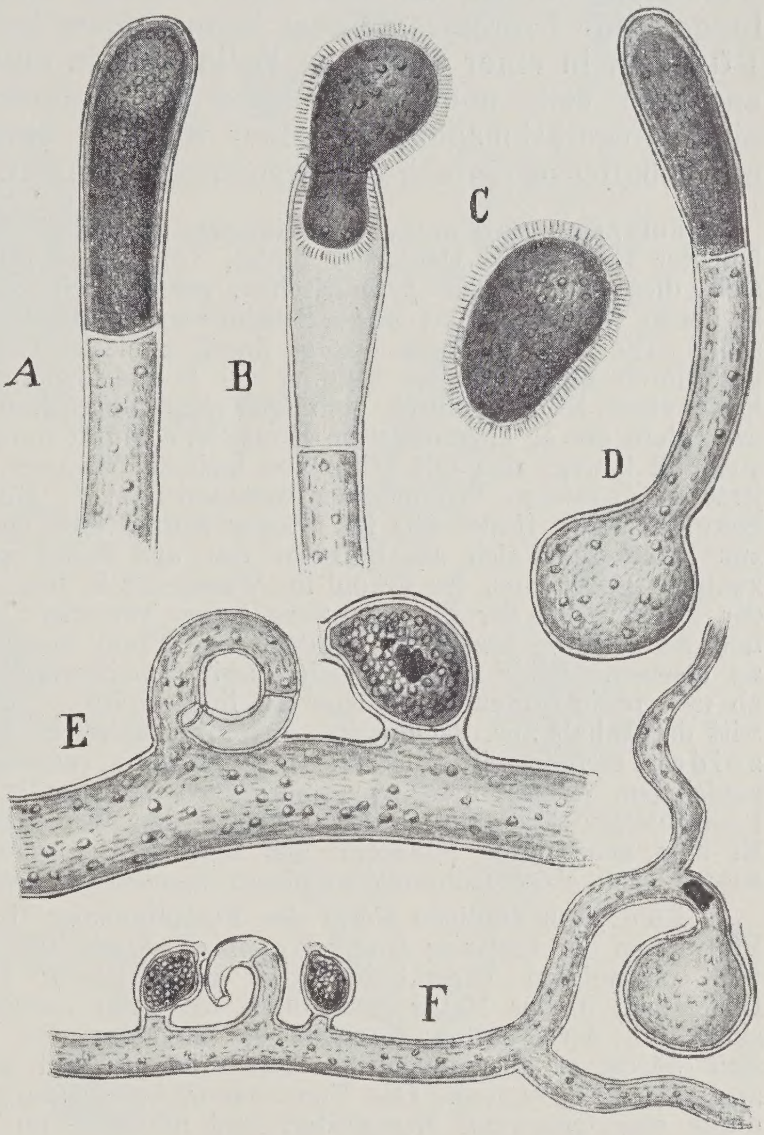


Fig. 69. Vaucheria repens, nach KLEBS. *A* Sporangium, *B* Austreten der Schwärmspore, *C* Schwärmspore, *D* deren Keimung; Bildung eines neuen Sporangiums, *E* Geschlechtsorgane (links Antheridium, rechts Oospore), *F* rechts Schwärmspore, aus der ein Schlauch hervorgegangen ist, der sofort Geschlechtsorgane produziert.

Aus diesen Beispielen ist zu entnehmen, daß in der Natur eine scharfe Grenze zwischen Wachstum und Fortpflanzung oft nicht existiert. Für unsere Zwecke aber wird es genügen, wenn wir eine

künstliche Grenze ziehen und stets nur dann von Fortpflanzung reden, wenn die Pflanze besondere Organe ausbildet, deren Funktion darin besteht, einer neuen Pflanze den Ursprung zu geben. Zu dem Zweck muß ein solches Fortpflanzungsorgan vor allen Dingen sich von der Mutterpflanze loslösen, es muß ferner eine gewisse Menge von Protoplasma enthalten, in dem die Entwicklungsfähigkeit steckt, und es muß schließlich einen Vorrat von Reservestoffen zur Verfügung haben, die eine Entwicklung ermöglichen. Das entwicklungsfähige Protoplasma aber kann, ebenso bei hohen wie bei niederen Pflanzen, in einer einzelnen Zelle oder in einem Komplex von Zellen enthalten sein, und diese können im letzteren Fall etwa die Gestalt eines Vegetationspunktes, einer Knospe, besitzen. Doch wir wollen mit möglichst einfachen Beispielen beginnen.

Fortpflanzung niederer Pflanzen. Vaucheria repens ist eine Alge, die auf feuchter Erde grüne Ueberzüge bildet. Unter dem Mikroskop betrachtet, erweisen sich diese aus langen zylindrischen, gelegentlich verzweigten Fäden aufgebaut, in denen für gewöhnlich keine Scheidewände auftreten. Die Pflanze ist also einzellig. Die Fortpflanzung erfolgt durch zweierlei Organe, durch Schwärmsporen und durch Eier. Bei der Bildung der Schwärmsporen (Fig. 69 *A—C*) wird das Ende eines Zweiges durch eine Querwand abgeschnürt; darauf kontrahiert sich der Inhalt der so abgesonderten Endzelle, schlüpft durch ein Loch in der Membran aus und bewegt sich mit Hilfe von kleinen Wimpern, die auf der Oberfläche des jetzt unbehäuteten Protoplasmas entstanden sind. Bildung und Bewegung dieser Schwärmsporen findet nur im Wasser statt. Nach einiger Zeit kommt die Spore zur Ruhe, setzt sich am Substrat fest und keimt zu einem neuen, später verzweigten Faden aus, der sowohl im Wasser als in feuchter Luft gedeihen kann. Bei der anderen Art der Fortpflanzung treten zweierlei Organe auf, die als Oogonien und Antheridien bezeichnet werden. Die Form dieser Gebilde ist aus Fig. 69 *E* zu ersehen. Beide grenzen sich durch Scheidewände von dem übrigen Thallus ab und beide öffnen sich später an ihrer Spitze. Aber nur aus den Antheridien tritt der Inhalt aus, nachdem er zuvor in zahlreiche kleine, farblose Spermatozoiden zerfallen ist, die auf das Oogonium zueilen und in dessen Oeffnung eindringen. Eines dieser Spermatozoiden verschmilzt dann mit dem inzwischen kontrahierten Protoplasma des Oogons, dem Ei. Daraufhin scheidet dann das Ei eine neue derbe Membran aus und wird so zur Oospore. Diese keimt wieder nach einer Ruhezeit zu einem vegetativen Vaucheriaschlauch aus.

Eine ganz ähnliche Form der Fortpflanzung findet sich auch bei manchen Pilzen aus der Gattung Saprolegnia. Auch hier haben wir einen einzelligen und verzweigten Vegetationskörper, doch ist er chlorophyllfrei. Saprolegnia findet sich in der Natur gewöhnlich auf toten Insekten, die ins Wasser gefallen sind, und der Thallus durchwuchert zunächst den Insektenleib. Nach einiger Zeit wächst er aber auch aus diesem heraus und bildet allseits in das Wasser ausstrahlende Hyphen. Das Ende dieser Ausstrahlungen wird dann in der Regel durch eine Querwand abgegliedert und bildet — im Gegensatz zu Vaucheria — nicht eine Schwärmspore, sondern es zerfällt in viele Schwärmsporen, die dann austreten und sich bewegen. Später treten dann auch Oogonien und Antheridien auf, deren Bau wir nicht schildern wollen (vgl. Fig. 70). Wir erwähnen nur, daß mehrere Eier in einem Oogonium entstehen, deren jedes eine Oospore bildet; letztere entsteht wenigstens in gewissen typischen Fällen erst nach Verschmelzung mit dem Inhalt der Antheridien. Daß die Eier bei manchen Formen auch direkt keimungsfähig sein können, interessiert uns an dieser Stelle weniger.

So wie bei diesen beiden Beispielen, so hat man noch bei zahllosen anderen Algen und Pilzen zweierlei Fortpflanzung entdeckt: geschlechtliche, durch befruchtete Eier, ungeschlechtliche durch Schwärmsporen. Ja es ist keine Seltenheit, daß bei einer bestimmten Spezies mehrere Arten von Fortpflanzungsorganen auftreten können, die alle der ungeschlechtlichen oder „vegetativen" Vermehrung dienen.

Fragen wir nun nach den Ursachen, welche die Fortpflanzung überhaupt und die verschiedenen Fortpflanzungsarten im speziellen bei diesen Algen bedingen! Vor nicht allzu langer Zeit hatte man geglaubt, daß diese Ursachen im wesentlichen innere seien, und daß bei den niederen gerade wie bei den

höheren Pflanzen ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung in regelmäßigem Turnus miteinander abwechselten. Man nahm an, die Fortpflanzung sei ein notwendiges Produkt der inneren Entwicklung, trete also ein, wenn die Pflanze eine gewisse Größe oder ein gewisses Alter erreicht habe. Insbesondere bei Saprolegnia folgen unter den gewöhnlichen Umständen, die in der Natur gegeben sind, vegetatives Wachstum, Schwärmsporenbildung und dann geschlechtliche Fortpflanzung mit solcher Gesetzmäßigkeit aufeinander, daß man wohl

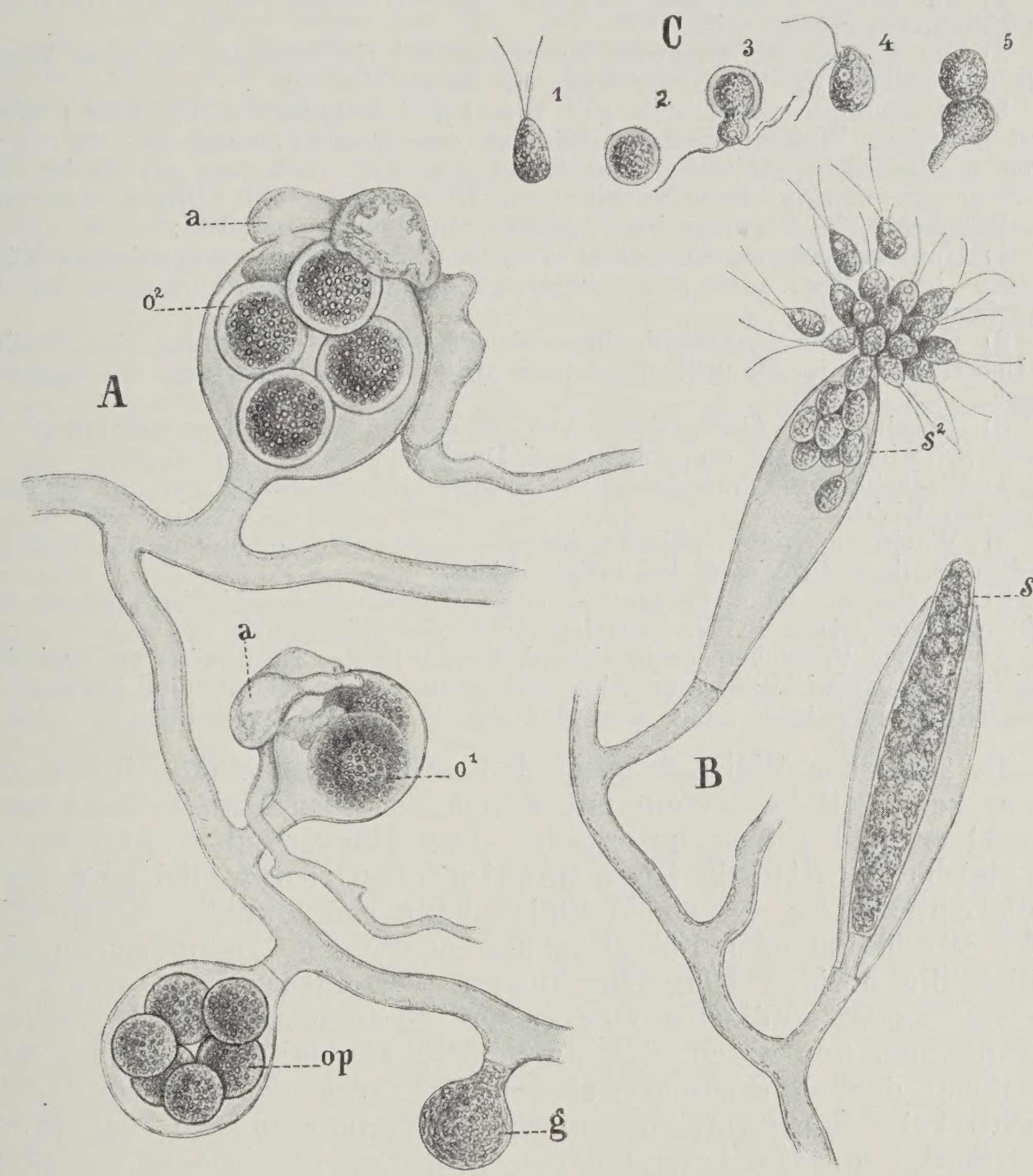


Fig. 70. Saprolegnia mixta nach Klebs. *A* Faden mit Geschlechtsorganen, *a* Antheridien (*op* parthenogenetische Oospore), o^1 Ei, o^2 Oospore, *g* junges Oogon. *B* Faden mit Sporangien, s^1 Sporangium, das ein älteres Sporangium durchwachsen hat, s^2 Austritt der Schwärmer. *C* Schwärmspore, bei *2* zur Ruhe gekommen, *3—4* Bildung der zweiten Zoospore, *5* deren Fadenkeimung.

zu der Ansicht kommen konnte, es sei dieser „Entwicklungsgang" ein unabänderlicher. Wir haben es in erster Linie den jahrelangen Bemühungen von G. Klebs[99]) zu verdanken, daß unsere Einsicht heute eine bessere und tiefere ist. Das Hauptresultat dieser Forschungen läßt sich kurz dahin zusammenfassen, daß die „normale" Entwicklung mancher Algen und Pilze nur eine von vielen Möglichkeiten vorstellt und daß man vielfach mit der Sicherheit eines chemisch-physikalischen Experimentes eine ganz bestimmte Veränderung des Entwicklungs-

99) Klebs 1889 Biol. Cbl. 9 609. Zusammenfassungen: 1896 Ueber d. Fortpflanzungsphysiologie d. niederen Organismen. Jena; 1904 Biol. Cbl. 24 257.

ganges herbeiführen kann, wenn man die Kulturbedingungen ändert. Aeußere Faktoren also bestimmen, welche von den verschiedenen durch die Natur des Organismus gegebenen Entwicklungsmöglichkeiten eintreten. Auch der normale Entwicklungsgang ist durch äußere Umstände bedingt; solange diese sich nicht ändern, fährt der Organismus fort, in seiner bisherigen Weise sich zu gestalten.

Den „Entwicklungsgang" von Saprolegnia mixta hat KLEBS[100]) in folgender Weise verändert:

1) Das Mycel wächst jahrelang rein vegetativ weiter, wenn stets für frische gute Nährstoffe gesorgt wird.

2) Ein derartig gut ernährtes Mycel geht bei Uebertragung in reines Wasser rasch und vollständig in der Bildung von Sporangien auf.

3) In Lösungen von Leucin (0,1 Proz.) und Hämoglobin (0,1 Proz.) erfolgt zuerst kräftiges Wachstum, dann Bildung von Geschlechtsorganen. Schwärmsporen werden nicht gebildet; diese treten aber auf, und zwar nach den Geschlechtsorganen, wenn man verdünnteres Hämoglobin (0,01 Proz.) verwendet.

Entsprechende Versuche bei Vaucheria repens ergaben:

1) Ununterbrochenes vegetatives Wachstum: in frischen anorganischen Nährlösungen bei hellem Licht; in selten gewechselten Nährlösungen selbst bei schwachem Licht.

2) Fortgesetzte Zoosporenbildung bis zu völliger Erschöpfung des Thallus: bei Ueberführung in Dunkelheit nach zuvoriger guter Ernährung am Licht in Wasser.

3) Regelmäßige Abwechslung von Wachstum und Zoosporenbildung: im Wasser bei Abwechslung von Licht und Dunkelheit.

4) Wachstum und fortschreitende Oosporenbildung: bei Kultur auf feuchtem Boden am Licht.

5) Wachstum, dann Schwärmsporen-, später Oosporenbildung: zuerst in Nährlösung, dann in Wasser bei hellem Licht.

6) Wachstum, dann Oosporen-, später Schwärmsporenbildung: zuerst auf feuchtem Boden, dann in Wasser oder verdünnter Nährlösung.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß auch in der Natur ein vom typischen abweichender Entwicklungsgang eintreten muß, wenn die Veränderungen der Außenwelt entsprechende sind. Das läßt sich in der Tat beobachten.

In ähnlicher Weise wie bei den angeführten Thallophyten, hat KLEBS zum Teil im Verein mit seinen Schülern eine große Anzahl von Algen und Pilzen untersucht. Das Hauptresultat war überall das gleiche: es gibt keinen bestimmten, notwendigen Entwicklungsgang. In vielen Fällen kann man durch passende Eingriffe Wachstum oder Fortpflanzung erzwingen. Im einzelnen sind freilich die nötigen Eingriffe äußerst verschieden, und wenn wir alle von KLEBS studierten Organismen zusammenfassend betrachten, so kann man nur sagen, daß durch Veränderungen (Zunahme oder Abnahme) der allgemeinen Lebensbedingungen (Temperatur, Licht, Feuchtigkeit, Sauerstoff, organische oder anorganische Nährstoffe) die Ursache für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des vorhergehenden vegetativen Wachstums gegeben ist. Es tritt also nicht etwa ein vorher gänzlich fehlender Reiz auf, der einen derartigen Erfolg hätte, sondern es genügen quantitative Veränderungen der schon bestehenden Reize[101]).

Ehe wir der Frage näher zu treten suchen, wie wohl die Außenwelt eigentlich wirkt, wollen wir noch an einem Einzelbeispiel die verschiedenen Eingriffe kennen lernen, durch die ein und derselbe Prozeß bei einer bestimmten Spezies zustande kommen kann. Wir wählen die Schwärmsporenbildung von Vaucheria repens. KLEBS[102]) sah sie unter folgenden Bedingungen auftreten:

1) Beim Uebergang der Fäden aus konzentrierter in verdünntere Nährlösung oder in Wasser,

2) bei Uebertragung der Fäden aus Luft in Wasser,

100) KLEBS 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. S. 141.
101) KLEBS 1904 Biol. Cbl. 24 487.
102) KLEBS 1904 Biol. Cbl. 24 497.

3) nach Uebertragung aus fließendem in stehendes Wasser,
4) nach Lichtverminderung, am besten nach völliger Verdunklung,
5) nach Verminderung der Temperatur bis nahe zum Minimum,
6) nach Steigerung des Salzgehaltes bis nahe zum Maximum.

Der gleiche Endeffekt erfolgt aber bei diesen sechs verschiedenen Eingrifffen nicht immer in der gleichen Weise. Man kann vielmehr drei Gruppen unterscheiden[102]).

a) Die äußere Bedingung wirkt als plötzliche Veränderung in den ersten 24 Stunden, und daraufhin erfolgt dann wieder normales Wachstum. So in den Fällen 1—3, nach Uebertragung von Fäden in stehendes Wasser aus Luft, Nährlösung oder fließendem Wasser.

b) Die äußere Bedingung wirkt ebenfalls sofort, aber sie dauert auch so lange an, als genügende Nahrung vorhanden ist. In dieser Weise tritt die Zoosporenbildung, z. B. nach Verdunklung ein. Auf die Entleerung der Sporen folgt wieder Wachsen und dann werden die Spitzen der Fäden abermals in Sporangien umgewandelt usf. Der Prozeß kommt schließlich durch Erschöpfung, durch Nahrungsmangel zum Stillstand.

c) Die äußere Bedingung wirkt erst nach einiger Zeit ein. Dies trifft zu bei den unter 5 und 6 aufgeführten Fällen. Niedere Temperatur und hoher Salzgehalt wirken so auf die Zellen ein, daß nach einigen Tagen anscheinend von selbst Zoosporenbildung erfolgt, die dann wochenlang andauern kann.

Es verdient erwähnt zu werden, daß einige dieser Reaktionen vom biologischen Gesichtspunkte aus wohl begreiflich erscheinen, d. h. daß sie zweckmäßig, für die Existenz der Alge nützlich sind. Die Schwärmsporenbildung nach den Eingriffen 1 bis 3 ist die Form, in der sich die Alge den neuen Lebensbedingungen anpaßt; die alten Zellen können sich an die neuen Bedingungen nicht mehr gewöhnen, die aus Schwärmsporen entstandenen aber leben unbegrenzt in ihnen. Zu vergleichen wäre das etwa dem Absterben der Luftblätter und der Neubildung von Wasserblättern beim Uebertragen einer amphibischen Pflanze vom Land ins Wasser. Die vierte Bedingung (Dunkelheit) bietet niemals eine Existenzmöglichkeit, und so kann eine Anpassung an sie auch nicht stattfinden. Die Pflanze macht immer neue Anstrengungen, günstigere Bedingungen mit Hilfe von Schwärmsporen zu gewinnen. Schwieriger zu deuten sind die beiden letzten Eingriffe; es würde uns zu weit führen, hier Vermutungen zu äußern.

Doch die biologische Deutung der äußeren Faktoren bei der Zoosporenbildung steht hier eigentlich nicht zur Diskussion; die physiologische Seite des Problems soll erklärt werden. Wie wir früher gesehen haben, macht Klebs die Annahme, daß die äußeren Faktoren stets gewisse innere Veränderungen hervorrufen, die dann ihrerseits erst auf die „spezifische Struktur“ der Pflanze einwirken. Klebs[103]) suchte nun früher nachzuweisen, daß die verschiedenen äußeren Faktoren, die den gleichen morphogenen Erfolg aufweisen, auch in gleicher Weise die inneren Bedingungen verändern. So sollte z. B. allgemein eine Verringerung des osmotischen Druckes bei Vaucheria stattfinden und auf diese dann Schwärmsporenbildung eintreten. Neuerdings hat aber Klebs[104]) diese Anschauung mit Recht verlassen, und er gibt zu, daß die ersten inneren Veränderungen in den oben unter 1 bis 6 aufgezählten Fällen verschieden sein können. Damit muß man aber auch eingestehen, daß wir nichts, gar nichts über die Wirkungsweise der äußeren Faktoren wissen. Uns scheint nicht einmal sicher zu sein, daß sie immer erst auf die „inneren Bedingungen“ einwirken müssen; wir können nicht einsehen, warum eine direkte Beeinflussung des maßgebenden Teiles im Protoplasma bei so einfachen, im Wasser lebenden Zellen unmöglich sein sollte. Wir haben in der ersten Auflage dieses Buches die Anschau-

103) Klebs 1903 Willkürl. Entwicklungsänderungen S. 57.
104) Klebs 1904 Biol. Cbl. 24 492.

ung vertreten, die äußeren Faktoren wirkten auslösend. Dieser Vorstellung liegt der Vergleich des Organismus mit einer Maschine zugrunde. Was Klebs[105]) gegen diesen Vergleich gesagt hat, scheint uns richtig und beachtenswert. Der Vergleich hinkt, wie alle Vergleiche, er hinkt vielleicht stark. Trotz alledem müssen wir ihn immer noch herbeiziehen, wenn wir den Versuch eines prinzipiellen Verständnisses der Beeinflussung der pflanzlichen Organogenese durch äußere Faktoren machen wollen. Wir stellen uns nun eine Maschine vor, die dreierlei Tätigkeit ausüben kann, z. B. nähen, sticken, stricken. Sie werde durch Dampf betrieben. Das durch den Dampf in Rotation versetzte Schwungrad kann durch Einschaltung oder Ausschaltung gewisser Rädchen diese oder jene Funktion der Maschine in Gang setzen. Die Ausschaltung und Umschaltung der Rädchen kann durch äußere Kräfte, durch Wärme, Licht, Schwere, chemische Kräfte etc. besorgt werden. Diese äußeren Kräfte leisten dann nicht die Arbeit, sondern sie lösen bloß diese oder jene Tätigkeit aus. Gerade so können im Organismus gewisse äußere Faktoren auslösend wirken, sie schalten etwas aus oder ein, wodurch die gestaltende Tätigkeit des Protoplasmas in bestimmter Weise erfolgt. Das ist ein Bild, das wir gern durch ein besseres ersetzen würden, wenn wir eins hätten.

Wenn auch die bisherigen Studien bei diesen prinzipiellen Fragen noch nicht zu einer Klärung geführt haben, so dürfen wir ihre Erfolge doch auch nicht unterschätzen. Die Erkenntnis, daß bei vielen niederen Pflanzen der Entwicklungsgang von der Außenwelt bestimmt wird, ist wichtig.

Es fehlt freilich nicht an Beobachtungen, wonach manche niedere Pflanzen sich doch etwas anders verhalten dürften, als Vaucheria und Saprolegnia. So kann man leicht konstatieren, daß auch von Klebs studierte Objekte nach den von ihm gegebenen Vorschriften behandelt, nicht immer so reagieren wie man erwartet, und bei manchen Algen, wie Spirogyra[106]) und Hydrodictyon ist die Bildung von Gameten manchmal leicht experimentell hervorzurufen, manchmal auch nicht. Man spricht von einer „Kopulationsstimmung“, ohne daß es gelänge, die Ursache derselben anzugeben. Solchen Tatsachen kann man entgegenhalten, daß eben innere Zustände zunächst für das Geschehen verantwortlich gemacht werden müssen, und daß diese oft recht stabil sind, fest induziert sind, wie man zu sagen pflegt, so daß sie keineswegs rasch durch Außenfaktoren modifiziert werden können. Es sei an das Verhalten der Stecklinge von Seitenzweigen der Araucaria erinnert. Behält man das im Auge, so ist es begreiflich, daß oft ein gewisses Alter oder eine gewisse Größe der Zellen als Bedingung für den Erfolg eines Außenfaktors angegeben werden oder daß nicht näher definierbare Zustände wie die genannte „Stimmung“ gegeben sein müssen, damit Fortpflanzung eintritt. Manchmal sieht man ja auch die gegenteilige Erscheinung, nämlich daß es durch rechtzeitiges Einsetzen geeigneter Einflüsse gelingt, eine schon mehr oder weniger weit fortgeschrittene Differenzierung im Sinne z. B. der Sporangienbildung wieder in vegetatives Wachstum überzuleiten[107]).

---

105) Klebs 1904 Biol. Cbl. **24**; 1905 Jahrb. wiss. Bot. **42** 155.
106) Benecke 1908 Internat. Revue d. Hydrobiologie **1** 533.
107) Goetze 1918 Jahrb. **58** 337.

Man kann indes auch Bedenken gegen die von KLEBS befolgte Methode aussprechen. Was KLEBS konstante äußere Bedingungen nennt, unter denen dauerndes vegetatives Wachstum erfolgt, ist oft keineswegs etwas Konstantes. Vielmehr wird nicht selten das dauernde vegetative Wachstum nur dadurch ermöglicht, daß eine Zerteilung des Thallus erfolgt. KLEBS erblickt in diesem Eingriffe weiter nichts als die Herstellung einer dauernden Nährstoffzufuhr zu allen Zellen; ohne Zerteilung werden die Nährstoffe schon von den äußersten Teilen des Organisums abgefangen, können also zu den mehr innen gelegenen schließlich gar nicht mehr gelangen. Es wäre aber auch möglich, in der Zerteilung einen neuen, tiefeingreifenden Reiz zu sehen, der eine gewisse innere Zustandsänderung verhindert. Die Bildung von Fortpflanzungsorganen könnte aber erst die Folge einer solchen Zustandsänderung sein. Da solche Bedenken bestehen, ist es von besonderer Wichtigkeit, daß es HARTMANN[108]) gelungen ist, Eudorina elegans, eine Volvocinee, durch 5 Jahre hindurch in mehr als 1300 Generationen bei ganz gleichförmigen Außenbedingungen in andauernd gleichem Wachstum und regelmäßiger Vermehrung zu erhalten, so daß also jedenfalls für so einfache Pflanzen kein bestimmter Entwicklungsgang, keine Sukzession von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, bestehen muß.

Höhere Pflanzen. Wenn wir uns nun unter Uebergehung der Moose und Farne zu den höheren Pflanzen wenden, so scheinen da die Dinge auf den ersten Blick ganz anders zu liegen als bei niederen Pflanzen. Ein Eichbaum z. B. hat wie die höheren Tiere nur eine Form der Fortpflanzung, die Bildung des im Samen enthaltenen Keimes. Dieser geht ein Sexualakt voraus, und sie pflegt erst in einem gewissen Alter einzutreten, wird also anscheinend durch innere Ursachen veranlaßt; die „bestimmte Entwicklung" scheint eine notwendige und von der Außenwelt unabhängige zu sein. Bei anderen Pflanzen finden sich auch Organe der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, Brutknospen, Brutzwiebeln und Brutknöllchen.

Eingehende Untersuchung hat nun aber gezeigt, daß der Entwicklungsgang auch solcher höherer Pflanzen keineswegs ein unabänderlicher, prädestinierter ist, und somit erheben sich auf diesem Gebiet ähnliche Fragen wie bei den niederen Organismen: Was sind die Ursachen der Blütenbildung? was die der „vegetativen" Fortpflanzung? Wie verhält sich die Fortpflanzung zum rein vegetativen Wachstum? Welche Bedeutung hat die Fortpflanzung? welche speziell die ungeschlechtliche, welche die geschlechtliche?

Die erste Frage, die wir zu beantworten suchen müssen, ist die, ob auch hier ein unbegrenztes Wachstum ohne Fortpflanzung möglich ist, oder nicht. Der erste Anschein spricht dagegen, genauere Ueberlegung dafür.

So gibt es zahllose Kulturpflanzen, die nur durch Stecklinge vermehrt werden und zum Teil seit Jahrhunderten so vermehrt worden sind. Dies gilt z. B. für die Weiden, für unsere Chausseepappeln, das Zuckerrohr u. v. a. Aber bei einigen dieser Pflanzen sind in den letzten Jahren vielfach Krankheiten aufgetreten, und

---

108) HARTMANN 1917 Sitzungsber. Berl. Akad.; 1921 Archiv für Protistenkunde 43 223.

diese hat man als eine Art Degeneration betrachtet, die eine Folge der ständigen Vermehrung auf vegetativem Wege sein soll. Man ist so weit gegangen, zu behaupten, die Stecklinge könnten nach ihrer Abtrennung von der Mutterpflanze nicht länger leben als diese selbst[109]). Nun hat zwar MOEBIUS[110]), wie uns dünkt, in einwandsfreier Weise das Irrige dieser Ansicht dargetan, und wir möchten nachdrücklich auf seine Ausführungen hinweisen; aber trotzdem wird es gut sein, wenn wir wenigstens einige Beispiele anführen, um unsere Ansicht, ein unbegrenztes rein vegetatives Wachstum sei möglich, zu begründen. Da müssen wir an die schon erwähnten Rhizome denken, die am Haupttrieb oder an Seitentrieben jahraus, jahrein fortwachsen. Da sie immer neue Wurzeln bilden, so fällt jede Schwierigkeit im Stoffaustausch weg. Aber die älteren Teile des Rhizoms sterben ab, und deshalb ist es in der Natur nicht möglich, festzustellen, ob eine solche Pflanze seit Jahren oder seit Jahrhunderten weiter gewachsen ist. Manche von diesen Rhizompflanzen haben aber die Samenbildung verloren, und ihre Fortexistenz beruht ausschließlich auf dem Wachstum des Rhizoms; so verhält sich z. B. Acorus calamus. Von dieser Pflanze ist bekannt, daß sie seit etwa 350 Jahren in Europa heimisch ist; zweifellos hat sie sich in der ganzen Zeit nur auf vegetativem Wege erhalten und vermehrt[111]).

Die angeführten Beispiele zeigen klar, daß die Blüten bzw. die aus ihnen hervorgehenden Samen zur Erhaltung der Pflanze im allgemeinen nicht notwendig sind, und daß auch die Blütenpflanzen so gut wie Saprolegnia andauernd vegetativ wachsen können. Um so mehr müssen wir jetzt nach den Ursachen der Blütenbildung fragen.

Wenn wir Beobachtungen in der Natur anstellen, dann sehen wir die Blüten sich einstellen, wenn die Pflanze „blühreif wird“, so wie beim Tier die Geschlechtstätigkeit mit einem gewissen Alter auftritt. Aber wenn man auch im allgemeinen die Blütenbildung an ein gewisses A l t e r, das spezifisch verschieden ist, geknüpft sieht, so sind doch Ausnahmen bekannt, so z. B. daß die Eiche, die normal erst im 60. bis 80. Jahre blühreif wird, gelegentlich auch schon im ersten Jahre Blüten erzeugt und dann abstirbt[112]). Geht schon daraus ein Einfluß äußerer Faktoren auf die Blütenbildung klar hervor, so wird ein solcher in frappanter Weise durch Experimente von VOECHTING[113]) und KLEBS[114]) bewiesen. — Man kann entweder

109) Diese Behauptung ist von SCHELLENBERG (Ref., gehalten in der Gesellsch. schweiz. Landwirte 15. 11. 1907) wieder aufgenommen worden. Er führt an, daß bei den O b s t b ä u m e n die vegetativ vermehrten Sorten nicht älter werden könnten, als der S ä m l i n g, von dem sie Stücke seien, und dementsprechend seien jetzt alle a l t e n Sorten in starkem Rückgang begriffen. Es ist aber nicht einzusehen, warum die Obstbäume sich anders verhalten sollten wie andere Bäume oder Stauden. Für Weide, Pappel und Rose dürfte sich aber eine derartige Behauptung kaum halten lassen. Und für die Kartoffel ist sie doch ganz unbedingt falsch, da hier der S ä m l i n g eigentlich nur ein Jahr alt wird.

110) MOEBIUS 1897 Beitr. z. Lehre von d. Fortpflanzung d. Gewächse. Jena.

111) Die Pflanze ist 1564 von MATTHIOLI zuerst erwähnt, in den folgenden Jahren durch CLUSIUS eingeführt und jetzt viel verwildert. Ihre Samenanlagen und Pollenkörner verkümmern. MÜCKE 1908 Bot. Ztg. **66** 1.

112) Zahlreiche Beispiele bei DIELS 1906 Jugendform und Blütenreife. Berlin; vgl. auch GOEBEL 1908 Exp. Morphologie. COSTERUS Rec. trav. néerl. **1** 128. WIESNER 1902 Biologie d. Pflanzen 2. Aufl. S. 75. Wien.

113) VOECHTING 1893 Jahrb. wiss. Bot. **25** 149.

114) KLEBS 1903 zit. in 100; 1904 Biol. Cbl. **24** 257; 1905 Jahrb. wiss. Bot. **42** 155; 1906 Abh. Naturf. Ges. Halle **25**.

vom vegetativen Zustand einer Pflanze ausgehen und feststellen, welche Veränderungen in der Außenwelt das Blühen herbeiführen, oder man untersucht umgekehrt, unter welchen Bedingungen eine blühende Pflanze zu vegetativem Wachstum zurückkehrt. Es hat sich bisher keine allgemeingültige Gesetzmäßigkeit ergeben; ein Eingriff, der bei der einen Pflanze zum Ziel führt, bleibt oft bei anderen ohne Erfolg.

Am genauesten untersucht ist heute die Blütenbildung bei Sempervivum Funkii durch Klebs[115]). Diese Pflanze kann unbegrenzt vegetativ wachsen, wenn man nur neben sehr heller Beleuchtung für reichliche Zufuhr von Wasser und Nährsalzen sorgt. Dabei kann eine gegebene Rosette als solche weiter wachsen (Fig. 71, 2), oder sie kann seitliche Ausläufer (Fig. 72) produzieren, die ihrerseits unbegrenzt vegetativ wachsen. Gewisse Rosetten lassen sich andererseits bei Andauer der intensiven Beleuchtung aber bei Einschränkung der Wasser- und Nährsalzaufnahme leicht in einen Zustand bringen, in dem sie dann unter gewissen Bedingungen blühen können. Aeußerlich und auch mikroskopisch unterscheiden sich solche „blühreife“ Rosetten nicht von anderen, die bei gleicher Behandlung nicht zu blühen vermögen. Der Zustand der Blühreife tritt im Laufe des Sommers auf und verstärkt sich noch im Laufe des Herbstes; die Blütenbildung tritt also späterhin bei sonst gleicher Behandlung leichter ein, als nach Ablauf des Sommers. Diese Verstärkung der Blühreife wird ausschließlich durch niedere Temperatur bewirkt; selbst im Dunkeln kann diese eine solche Wirkung haben. Andererseits kann hohe Temperatur schon am Licht, erst recht aber im Dunkeln die Blühreife wieder vernichten.

Fig. 71. Sempervivum Funkii nach Klebs. Verkl. *1* Typische Pflanze. *2* Nicht blühreife Rosette, im roten Licht kultiviert.

Die Blühreife bezeichnet Klebs als erstes Stadium der Blütenbildung. Als zweites betrachtet er die Anlage mikroskopisch sichtbarer Blüten, als drittes dann deren Entfaltung. In der Natur erfolgt die Anlage der Blütenknospen stets erst im Frühjahr, das der Erreichung der Blühreife folgt. Im Experiment aber zeigt sich, daß sie verlegt werden kann. Das Mittel, das diesen Erfolg hat, ist Dauerbelichtung.

Ausschlaggebend ist vor allem einmal die Lichtqualität (Fig. 73). Während rotes Licht zur Blütenbildung führt, wird umgekehrt durch blaues und erst recht durch ultraviolettes Licht sogar der Zustand der Blühreife wieder vernichtet. Diese zerstörende

115) Klebs 1918 Flora **111** 128.

Wirkung der stark brechbaren Strahlen scheint ziemlich unabhängig von ihrer Intensität, dagegen übt die Intensität der roten Strahlen bei ihrer fördernden Wirkung einen großen Einfluß aus. Das Minimum an Beleuchtungsstärke liegt etwa bei 10 HK[116]). Neben der Intensität spielt aber auch die Dauer der Beleuchtung eine große Rolle, in doppeltem Sinn: einmal ist es wichtig die Zahl der täglichen Lichtstunden nicht zu klein zu nehmen, d.h. die nächtliche Verdunklung möglichst zu kürzen. Denn diese Verdunklung zerstört das wieder, was durch die Beleuchtung geschaffen wird, insbesondere bei hoher Temperatur; das kann sogar so weit gehen, daß der blühreife Zustand wieder verschwindet. Bei niederer Temperatur dagegen wirkt die Dunkelheit nur konservierend, nicht zerstörend. Der blühreife Zustand kann also durch niedere Temperatur und Dunkelheit viele Monate lang erhalten werden. Wählt man eine Dauerbelichtung (Osram), so fallen solche Eventualitäten weg und es zeigt sich sehr deutlich (Fig. 74), daß zu verschiedenen Zeiten eine verschieden lange Belichtung nötig ist, um die Blütenanlagen zu erzwingen: bei 200 MK Osramlicht z. B. im November 9 Tage, im März 3 Tage, im April nur 1 Tag. Und während im Oktober 5—6 Wochen vergehen, bis nach der Dauerbelichtung die Blüten erscheinen, dauert es im Dezember nur 4 Wochen oder weniger.

Fig. 72. Sempervivum spec. Vegetative Rosette mit Tochterrosette. Nach Klebs.

Die Entfaltung der Anlagen, die Streckung der Infloreszenzachse und die Ausbildung von wickelartigen Zweigen hängt ebenfalls vom Licht ab. Um normale Blüten zu erzielen, ist jedenfalls (bei Dauerbelichtung und etwa 20° C) eine größere Lichtintensität nötig als zur Anlage der Blütenknospen. Je länger aber diese Dauerbelichtung gewirkt hat, desto unabhängiger wird die Streckung vom Licht. Man kann also auch im Dunkeln die Entfaltung herbeiführen, und zwar um so leichter, je mehr man sich einer Temperatur von 6° nähert. Mangelnde Lichtzufuhr zeigt sich aber immer in der mangelhaften Ausbildung der Infloreszenz.

Die bestimmte Blütezeit von Sempervivum in der Natur erklärt sich demnach Klebs in folgender Weise. Zunächst wird im Herbst der Zustand der Blühreife durch die kühlere Temperatur gesteigert; die im Freien herrschende Lichtintensität und die tägliche Beleuch-

---

116) Weißes Licht wirkt schon bei erheblich geringerer Intensität als rotes auf Blütenbildung hin. Hier liegt also ein tiefer Unterschied gegen das Verhalten der Farnprothallien vor, bei denen die Wirkung des Lichtes durch Wegnahme der stark brechbaren Strahlen gesteigert wird, rotes Licht also wirksamer ist als weißes.

tungsdauer sind jetzt aber noch zu gering. Erst wenn im Frühjahr beide zunehmen, kann Blütenbildung erfolgen. Durch passende Ab-

Fig. 73. **Sempervivum acuminatum nach** Klebs. **Blühreife Rosette** *A* **im Dunkeln,** *B* **in blauem Licht,** *C* **in rotem Licht,** *D* **am Tageslicht kultiviert.**

änderung der Außenbedingungen kann Sempervivum zu jeder Jahreszeit zum Blühen gezwungen werden.

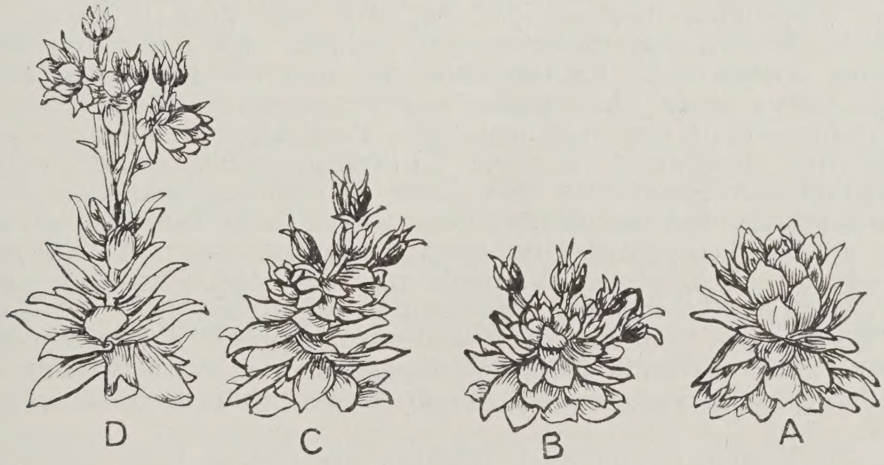


Fig. 74. **Sempervivum Funkii nach** Klebs. **Verschieden lange Dauerbelichtung mit Osramlicht seit dem 29. II. 1914.** *A* **nach 2 Tagen,** *B* **nach 3 Tagen,** *C* **nach 4 Tagen,** *D* **nach 5 Tagen ins Gewächshaus gebracht und dort bis 25. IV. weiterkultiviert.**

So zeigt sich also, daß die Blütenbildung ein äußerst komplizierter Prozeß ist. Wenn es auch bei anderen Pflanzen bisher nicht gelungen ist, dieselben drei Phasen aufzudecken, wenn die anderen

Pflanzen überhaupt bis heute noch nicht so gründlich experimentell bearbeitet worden sind, so ist doch bekannt, daß überall die bei Sempervivum festgestellten Faktoren einen ähnlichen Einfluß haben dürften.

Fig. 75. Mimulus Tilingii nach Voechting. *I* Spitze einer normalen Pflanze. *II* Spitze einer Pflanze, die nach Anlage des Blütenstandes in verminderter Beleuchtung kultiviert wurde. Die Blütenstände (*a*, *a*) sind verkümmert, überall sind reichlich vegetative Sprossungen entstanden.

Die Bedeutung des Lichtes für die Blütenbildung ergibt sich z. B. aus der lange bekannten Tatsache, daß der Epheu nur an hellem Standort, nicht aber im Schatten des Waldes blüht, obwohl er an letzterem Orte gut gedeiht. Das gleiche beweisen Voechtings[117]) Versuche mit Mimulus Tilingii. Diese Pflanze stellt bei einer gewissen niederen Lichtintensität, die ihr vegetatives Wachsen noch gut erlaubt, die Blütenbildung gänzlich ein. Diese Wirkung des verminderten Lichtes macht sich selbst dann noch geltend, wenn der Blütensproß schon angelegt ist; die in den Bracteen vorgebildeten Blüten bleiben dann in der Entwicklung stehen (Fig. 75) und überall wachsen sonst ruhende Achselknospen zu vegetativen Laubsprossen aus. Es tritt also ein Vegetativwerden ein. Entsprechende Versuche hat Klebs[118]) z. B. mit Lobelia Erinus, Veronica chamaedrys ausgeführt, und er gibt an, daß bei allen Pflanzen, die keine nennenswerten Massen von Reservestoffen führen, eine Lichtverminderung die Blütenbildung unterdrückt. Er betrachtet die vom Licht bewirkte Kohlenstoffassimilation als in erster Linie maßgebend für seinen Einfluß auf die Blütenbildung. Dafür spricht die oben mitgeteilte Tatsache, daß blaues Licht, in dem die Assimilation geschwächt ist, wie Lichtverminderung wirkt, während das für die Assimilation geeignetere rote Licht das Blühen gestattet. Weiter läßt sich dafür anführen, daß das Blühen eventuell auch im Dunkeln eintreten kann, wenn nur genügend organische Substanz vorhanden ist, und daß man durch Rindenringelung, d. h. durch Verhinderung des Abfließens der organischen Substanz, ebenfalls Blütenbildung erzwingen kann. Neben dieser assimilatorischen Wirkung des Lichtes, die auch von anderen Autoren[119]) hervorgehoben wird, kommen aber zweifellos noch weitere Wirkungen in Betracht; es ist an Förderung der Eiweißsynthese und an andere, ihrem Wesen nach noch dunkle Vorgänge zu denken.

Auch die Temperatur spielt offenbar eine gewisse Rolle. Eine andauernd hohe Temperatur verhindert das Blühen. So wachsen Pflanzen unserer Klimate in den Tropen eventuell dauernd vegetativ, und bienne einheimische Pflanzen, wie Rübe, Digitalis, kann man auch im zweiten Jahr am Blühen hindern,

---

117) Voechting 1893 Jahrb. wiss. Bot. **25** 149.
118) Klebs 1904 Biol. Cbl. **24** 548.
119) Loew 1905 Flora **94** 124. Fischer 1905 Flora **94** 478; Berichte Bot. Ges. **37** 280.

wenn man sie im Winter warm hält und weiter wachsen läßt. So ist es KLEBS[120]) gelungen, die Rübe mehrere Jahre lang rein vegetativ wachsen zu lassen. Auch Glechoma und Sempervivum wuchsen, wenn sie an der Winterruhe verhindert waren, jahrelang vegetativ.

Daß die Luft zur Ausbildung von Blüten nötig ist, zeigen zahllose Wasserpflanzen, bei denen nur Luftsprosse zum Blühen kommen. Es ist recht wahrscheinlich, daß dabei die Transpiration von maßgebender Bedeutung ist, denn auch bei Landpflanzen zeigt diese einen fördernden Einfluß auf die Blütenbildung[121]).

Endlich sind noch die Nährsalze zu erwähnen. Zahlreiche Keimpflanzen können durch Nährsalzentziehung zu kümmerlichen Hungerpflänzchen gemacht werden, bei denen oft nach wenigen winzigen Laubblättern schon die Blütenbildung beginnt (vgl. S. 70 und Fig. 31). Auch Versuche von MOEBIUS haben gezeigt, daß Gräser und Borrago bei geringer Salzzufuhr besser blühen als bei starker Düngung. Die Erhöhung der Fruchtbarkeit der Obstbäume, die man durch Beschneiden der Wurzeln erzielt, dürfte ebenfalls auf einer Einschränkung der Nährsalzaufnahme beruhen. In umgekehrtem Sinn, also blütenbeschränkend muß dann eine Neubewurzelung der Pflanze wirken, wie sie sich durch Stecklingsbehandlung erzielen läßt. In der Tat werden selbst Infloreszenzen nach Stecklingsbehandlung zu vegetativen Sprossen[122]), wenn sie nicht schon stabil induziert sind. Daß aber nicht alle Nährsalze in gleicher Weise wirken, hat besonders BENECKE[123]) betont, der aus der Literatur und aus eigener Erfahrung nachweisen konnte, daß Verminderung der Stickstoffnahrung, Vermehrung des Phosphors zur Blütenbildung führt. Entsprechende Erfahrungen hat auch MONTEMARTINI[124]) gemacht, der zugleich darzutun sucht, daß manche andere äußeren Faktoren, die von Einfluß auf die Blütenbildung sind, diesen Einfluß u. a. ihrer Einwirkung auf die Phosphataufnahme verdanken.

Aber wenn auch damit äußere Faktoren als maßgebend für die Blütenbildung erkannt sind, so darf man doch nicht erwarten, daß sie eine so entscheidende Rolle spielen wie bei den niederen Pflanzen. Selbst wenn der Nachweis erbracht ist, daß die Blütenbildung in Zusammenhang mit einem bestimmten äußeren Faktor steht, so ist doch damit noch lange nicht gesagt, daß derselbe so einfach, so direkt seine Wirkung ausübt, wie bei einer einzelligen Alge. Wenn sich z. B. zeigen läßt, daß ein trockner Boden das Blühen fördert, ein feuchter es hemmt, so muß man sich doch sagen, daß die Bodenbeschaffenheit direkt nur von den Wurzeln, von den oberirdischen Organen aber nur indirekt empfunden wird. Man kann ja freilich die Wurzel für den Sproß, ja jede Zelle für die andere, als ein Stück Außenwelt betrachten; das ändert aber nichts an den tatsächlich zwischen den Teilen einer höheren Pflanze bestehenden Beziehungen, deren Einfluß wir auch bei der Blütenbildung erwarten müssen. In der Tat drängen sich uns solche Korrelationen, z. B. zwischen Laubblattbildung und Blütenbildung, geradezu auf. Alle Faktoren, die auf eine üppige Laubblattbildung hinzielen, sind für die Blütenbildung ungünstig, und überall, wo Blütenbildung auftritt, sehen wir die Laubblätterbildung geschwächt oder aufgehoben. Das tritt uns ebenso deutlich bei hapaxanthen (einmalblühenden) Pflanzen entgegen wie bei den häufig blühenden, etwa unseren Bäumen; bei diesen sehen wir die Blüten an den schwachwüchsigen Kurztrieben auftreten, und alle Faktoren, die auf Bildung von Kurztrieben hinarbeiten, fördern das Blühen, während umgekehrt die Umgestaltung

120) KLEBS 1906 Abh. Naturf. Ges. in Halle 25.
121) MOEBIUS 1897 zit. in 110.
122) GOEBEL 1908 Exp. Morphologie. Leipzig. KLEBS 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen.
123) BENECKE 1906 Bot. Ztg. 64 II 97.
124) MONTEMARTINI 1910 Atti dell'Istit. bot. di Pavia (II) 14 u. 15.

eines Kurztriebes in einen Langtrieb diesem die Fähigkeit zur Blütenbildung raubt[125]). Im Extrem hört die Blütenbildung ganz auf, und gewisse Pflanzen haben nur vegetatives Wachstum; bei den Wasserpflanzen sucht GOEBEL[126]) die üppige Ausbildung der Vegetationsorgane als Ursache des Blütenmangels zu erweisen, in anderen Fällen[127]) hat die aus anderen Gründen eintretende Verhinderung der Blüte zu üppiger Vegetation geführt. Wir wollen diesen Korrelationen nicht weiter nachgehen, da wir dabei nichts prinzipiell Neues erfahren können.

Es frägt sich nun, wie wirken die äußeren Faktoren auf den Vegetationspunkt ein, damit dieser sich zu einem Blütensproß gestaltet. KLEBS[128]) hat es versucht, die Folgen der so verschiedenartigen äußeren Faktoren, die Blütenbildung veranlassen, auf ein gemeinsames Prinzip zurückzuführen. Er betont, daß Blühen und Wachsen unter den gleichen äußeren Faktoren eintritt, daß also nur quantitative Veränderungen in diesen den Ausschlag geben. Also nicht neue, spezifisch auf Blütenbildung hinwirkende Reize müssen die Pflanze treffen, sondern es muß nur eine Veränderung im Ausmaß der schon einwirkenden Faktoren eintreten. Als wichtigste derartige Veränderung betrachtet KLEBS die Zunahme der organischen Substanz[129]). Freilich nicht ihre absolute Menge muß wachsen. Eine im Herbst in Dichtsaat entstandene Keimpflanze der Rübe schreitet im Frühjahr zur Blüte[130]), obwohl sie kaum den hundertsten Teil an organischer Nahrung von dem enthält, was eine Herbstrübe von normaler Größe, die den Winter hindurch warmgehalten wurde, im Frühjahr aufweist; trotzdem blüht letztere nicht. Es kommt also — ähnlich wie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der niederen Pflanzen — vor allem auf die Konzentration der organischen Nährstoffe an, auch wohl auf ihr Verhältnis zu den anorganischen. Die hohe Konzentration aber soll dadurch zustande kommen, daß die Dissimilation stark hinter der Assimilation zurücktritt.

In diesem Sinne ist dann ohne weiteres verständlich, daß helle Beleuchtung und starke Transpiration die Blütenbildung fördern, da beide auf Vermehrung der Konzentration hinwirken. Die Atmung wird ja vom Licht nur wenig beeinflußt, sehr stark aber von der Temperatur. Dementsprechend ist dann auch die blütenfördernde Wirkung einer tiefen Temperatur, die hemmende einer hohen erklärt. Tiefe Temperatur hat aber nicht nur durch Verminderung der Atmungsgröße, sondern auch insofern einen Einfluß, als sie das zwischen Stärke und Zucker bestehende Gleichgewicht zugunsten der Zuckerbildung verschiebt. Nährsalze fördern das vegetative Wachstum und führen damit zu einem Zuckerverbrauch. Deshalb tritt der blühreife Zustand bei Sempervivum erst nach Einschränkung der Nährsalzzufuhr ein. Durch reichliche Salzmengen, durch schwache Beleuchtung und durch hohe Temperatur kann Sempervivum jahrelang am Eintreten der Blühreife verhindert werden.

125) Vgl. VOECHTING 1884 Organbildung im Pflanzenreich **2**. Bonn.
126) GOEBEL 1893 Biolog. Schilderungen **2** 217. Marburg.
127) MOEBIUS 1897 zit. in 110 S. 137.
128) KLEBS 1904, 1906 zit in 114. WALSTER 1920 Bot. Gaz. **69** 97.
129) Auf diesen Punkt hat schon ASKENASY hingewiesen. Bot. Ztg. 1876 **34** 31. MONTEMARTINI 1910 zit. in 124.
130) KLEBS 1906 Abh. Halle **25** 74, 113.

Die Wirkung des Lichtes ist in den Versuchen mit Sempervivum nicht immer die gleiche. Beim ersten Prozeß der Blühreife besteht sie offenbar einfach in der Erzeugung von Assimilaten. Ganz ähnlich wirkt das Licht offenbar in der dritten Phase. Dagegen haben wir in der zweiten Phase, bei der Herstellung der mikroskopischen Blütenanlagen, wobei schwächer und stärker brechbare Strahlen antagonistisch wirken, eine noch rätselhafte Lichtwirkung vor uns. Daß bei den Farnprothallien eine ähnliche Differenz zwischen roten und blauen Strahlen beobachtet wurde, verdient nachdrückliche Erwähnung. Aber identisch sind die Verhältnisse nicht, und die Annahme, die dort gemacht wurde, daß rotes Licht gewisse Enzyme fördert, blaues sie hemmt, würde hier kein volles Verständnis für den Endeffekt bringen.

Die Erzielung einer solchen hohen Konzentration kann unter Umständen an ein langdauerndes vegetatives Wachstum gekettet sein, wie bei Agave und den Bäumen. Wenn sie aber einmal gegeben ist, dann sehen wir überall Blüten auftreten, auch an Stecklingen aus einer solchen blühreifen Pflanze. In diesem Sinn verwertet Klebs interessante Beobachtungen von Sachs[131]).

Sachs machte im Mai in der bekannten Weise Begonienstecklinge und fand an den jungen, auf den Blättern entstandenen Pflanzen erst Anfang November Blütenbildung, nachdem eine reichliche Laubbildung vorangegangen war. Wurden aber die Stecklingsblätter erst Ende Juli von blühenden Pflanzen entnommen, so traten an ihnen schon im September Blüten auf, ohne daß zuerst viele Laubblätter gebildet werden mußten. Aehnliche Versuche sind noch mehrere bekannt gegeben worden. So hat z. B. Goebel[132]) gefunden, daß aus den Blättern blühender Pflanzen von Achimenes Haageana[133]), die als Stecklinge behandelt werden, sofort Blütensprosse auftreten, während die Stecklinge jüngerer Pflanzen vegetative Sprosse produzieren; entsprechende Erfahrungen machte Klebs[134]) an Sempervivum. Ferner hat Mathissig[135]) gezeigt, daß die Kappung einer Infloreszenz von Sempervivum Funkii die Tochterrosetten zur Blütenbildung zwingt, die ja sonst frühestens im nächsten Jahr zur Blüte geschritten wären. Bei Lilium giganteum[136]) treiben gelegentlich nach der Blüte unterirdische Sprosse über die Erde heraus, die sofort Blüten bilden. Die gleiche Erscheinung kann man auch bei Agaven beobachten. Ferner können hier die Erfahrungen Dostals erwähnt werden (vgl. S. 161), nach denen die Achselsprosse basaler Blätter von Circaea zu Ausläufern werden, die mittleren zu Laubsprossen, die oberen zu Blüten, wenn das Blatt mit seiner Achselknospe isoliert wird. Winkler[137]) hat aus ähnlichen Beobachtungen den

---

131) Sachs 1892 Flora **75** 1.

132) Goebel Organographie 1. Aufl.

133) In einer neueren Darstellung (Exp. Morphol.) hebt Goebel bei Achimenes-Stecklingen diese Verschiedenheit in der Blütenbildung weniger hervor. Er betont vielmehr die Tatsache, daß im Sommer an solchen Stecklingen Laubsprosse, die später Blüten bilden, auftreten, während im Herbst überwiegend Zwiebelknöllchen auftreten. Auch hier handelt es sich also um stoffliche Differenzen, die im Laufe des Sommers sich ausbilden. Vgl. hierzu auch Nemec 1911 Bull. internat. Acad. de Bohême **16** und Doposcheg 1913 Flora **106** 216.

134) Klebs 1905 Jahrb. wiss. Bot. **42** 155.

135) Mathissig Beitr. z. Biol. **12** 214.

136) Hildebrand 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 500.

137) Winkler 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 45.

Schluß gezogen, daß der Ort vielfach die Qualität der auftretenden Bildung bestimme. GOEBEL aber ist der Meinung, daß nicht der Ort, sondern die stoffliche Beschaffenheit derselben ausschlaggebend sei. Die Meinungen lassen sich wohl vereinen, denn offenbar bestimmt eben vielfach der Ort die stoffliche Beschaffenheit.

Nach SACHS kommt das Blühen nicht dadurch zustande, daß eine gewisse Quantität oder Konzentration gewöhnlicher Nährstoffe auf den Vegetationspunkt einwirkt, sondern es tritt ein, wenn Stoffe gewisser Qualität vorhanden sind. Sind diese aber einmal gebildet, dann arbeiten sie überall auf Blütenbildung hin. Ganz abgesehen von den allgemeinen Bedenken, die wir früher gegen die SACHSsche Theorie vorbrachten, stehen ihr in diesem Spezialfall nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Von dem Gedanken ausgehend, daß die SACHSschen blütenbildenden Stoffe sich vor allen Dingen in den Blüten selbst anhäufen müßten, machte ich von mehreren Achimenesarten Stecklinge aus Blüten; obwohl dieselben in Menge Knospen produzierten, trat doch nie eine Blüte an ihnen auf. Es frägt sich auch noch, ob die Erfahrungen von SACHS an Begonia allgemein richtig sind; bei Torrenia fand WINKLER[138]) die Sprosse, die auf Stecklingsblättern wuchsen, sehr zur Blütenbildung geneigt, allein diese Neigung war an allen Blättern der Pflanze, auch an den Kotyledonen, die gleiche.

Die zuletzt erwähnten Versuche WINKLERS sprechen nicht nur gegen SACHS, sondern auch gegen die Anschauung von KLEBS, gegen die außerdem manches andere vorgebracht werden kann. Wir beschränken uns auf folgende Bemerkungen. Frägt man, woher denn eigentlich die Verschiebung im Verhältnis zwischen Assimilation und Dissimilation rührt, deren Folge das Blühen sein soll, so wird man eingestehen müssen, daß man das in vielen Fällen nicht weiß. Am einleuchtendsten ist die Zunahme der Atmung gegen die Norm bei den im Winter warm gestellten Rüben, Digitalisrosetten und ähnlichen Fällen. Aber schon bei der Blütenförderung durch Lichtwirkung wird man zweifelhaft sein, ob es denn hier wirklich zu einer größeren Konzentration der Assimilate kommen muß. Jedenfalls würde diese Konzentration nicht eintreten, wenn eben ein lebhaftes vegetatives Wachstum die Stoffe verbrauchte. Da liegt es nahe, an das Fehlen von Aschenbestandteilen zu denken, das einen geringen Verbrauch der Assimilate zu Wachstumszwecken zur Folge haben könnte. Aber auch mit diesem zudem noch recht hypothetischen Gesichtspunkt kommen wir bei mehrfach blühenden Pflanzen, die blühende Kurztriebe neben wachsenden Langtrieben bilden, nicht aus. Wenn die eine Knospe genügend Nährsalz hat, um kräftig wachsen zu können, wodurch ist bedingt, daß es der anderen fehlt? Wenn in der einen Knospe die Konzentration der Assimilate so groß ist, daß sie Blüten bildet, woher kommt in der Langtriebknospe die Verdünnung? Man sieht leicht, die Frage liegt viel komplizierter, und es will uns so scheinen, als ob eben doch ein gewisser Zustand des Protoplasmas maßgebend wäre für die Qualität der resultierenden Gestaltungen. Dieser Zustand des Protoplasmas könnte seinerseits Folge der ersten durch KLEBS hervorgehobenen Veränderungen der „inneren Bedingungen" sein — und es besteht ja nicht der mindeste Zweifel

---

138) WINKLER 1903 Ber. Bot. Ges. **21** 96.

darüber, daß Klebs solche tiefer greifende Veränderungen, die den ersten folgen, zugibt und für nötig hält. Es könnte aber auch dieser gewisse Zustand des Protoplasmas das Primäre sein und er könnte veranlassen, daß eine Zelle mäßig wächst und deshalb viel Reserven führt, während eine andere rasch wachsend alle zugeführten Stoffe stetig konsumiert. Dieser „Zustand" des Protoplasmas ist nicht etwa die „spezifische Struktur" im Sinne Klebs' — sondern er ist die letzte seiner „inneren Bedingungen". Es scheint uns, als ob diese vor den anderen, mehr äußerlichen, wie Zellsaftkonzentration, Enzymgehalt etc. etc., eine besondere Bedeutung hätte, die in den Argumentationen Klebs' nicht genug hervortritt.

So haben uns also die neueren Versuche, insbesondere die von Klebs, sehr erheblich weiter gebracht. Wir können in bestimmten Fällen die Blütenbildung willkürlich hervorrufen, wir können sie „beherrschen", wenn auch die Erklärungen im einzelnen noch mancherlei zu wünschen übrig lassen.

Geschlechtsbestimmung. Die typische Blüte der Phanerogamen ist die Zwitterblüte. Woher es kommt, daß in ihr regelmäßig zuerst die Staubblätter, dann die Fruchtblätter gebildet werden, das wissen wir nicht. Eine Veränderung dieser Verhältnisse durch experimentelle Eingriffe ist im allgemeinen nicht möglich. Da aber in der Natur als Monstrosität eine Geschlechtsänderung in dem Sinne, daß an Stelle von Staubblättern Karpelle oder umgekehrt an Stelle von Karpellen Staubblätter auftreten, durchaus keine Seltenheit ist, so muß es schließlich auch experimentell möglich sein, solche Abänderungen herbeizuführen. Es sei an die auffallenden Beobachtungen von Diels[139]) erinnert, wonach bei Lonicera die Griffel unter dem Einfluß eines in weiter Entfernung von ihnen tätigen Insektes (Siphonocoryne) in Antheren umgewandelt werden. Vielleicht spielt hier die Herabsetzung der Ernährung eine Rolle, der Stoffentzug, der eine Folge der Tätigkeit des Parasiten ist. Sehen wir doch auch in anderen Fällen (z. B. bei Lilium) eine Hemmung des Gynaeceums bis zur Unterdrückung bei schlechter Ernährung[140]). Immerhin ist dieser Fall wesentlich einfacher, als der bei Siphonocoryne, denn hier fällt das Gynaeceum völlig weg, dort wird es zu einem Andröceum.

Auch bei polygamen[141]) Pflanzen zeigen sich die Zwitterblüten beeinflußbar: durch schlechte Ernährung entstehen eingeschlechtige Formen — aber nicht immer männliche, sondern auch weibliche.

Neben der Verteilung der Geschlechter in der Einzelblüte ist dann die Frage nach der Bestimmung des Geschlechtes in eingeschlechtigen Blüten von großem Interesse.

Sind auf einer Pflanze beide Geschlechter gegeben, so zeigt meist schon ihre verschiedene Verteilung an, daß die Bedingungen für die Bildung männlicher Blüten andere sind, als für die weiblichen. In manchen Fällen gelingt es durch bestimmte Eingriffe, das eine Geschlecht zu unterdrücken. So kann bei kümmerlicher Ernährung Mais rein weiblich werden[142]), genau so wie Prothallien von Farnen bei Dichtsaat bloß Antheridien zu entwickeln vermögen.

139) Diels 1913 Flora **105** 184.
140) Heinricher 1911 Flora **103** 59.
141) Correns 1907/08 Jahrb. f. wiss. Bot. **44**.
142) Werth 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 69.

Umgekehrt gelingt es durch ein Experiment der Natur, eingeschlechtige Blüten zu Zwitterblüten zu machen. Die weiblichen Blüten einer Lychnis bilden nämlich ihre normalerweise nur schwach angedeuteten Staubgefäße dann aus, wenn sie von einer Ustilaginee befallen werden.

Wenn aber von Geschlechtsbestimmung die Rede ist, so meint man damit die Frage nach den Ursachen des Geschlechtes bei zweihäusigen Pflanzen. Untersucht man solche Pflanzen (Hanf, Mercurialis, Bryonia dioeca) statistisch, so zeigt sich, daß die beiden Geschlechter zwar nicht ganz, aber doch annähernd gleich häufig in der Natur auftreten, so wie das ja auch im Tierreich im allgemeinen der Fall ist. Die Ergebnisse der neueren Forschungen[143]) lassen keinen Zweifel darüber, daß die Entscheidung über das Geschlecht bei der Befruchtung fällt, indem es zweierlei männliche Sexualzellen gibt: männchenbestimmende und weibchenbestimmende. Die Vererbung des Geschlechts erfolgt nach den MENDELschen Regeln, und die Verhältnisse liegen genau so, wie bei der Rückkreuzung eines Bastardes mit seinem rezessiven Elter.

In Versuchen von CORRENS[143]) wurde die monözische Bryonia alba mit der diözischen Bryonia dioeca gekreuzt. Bryonia dioeca-Weibchen mit dem Pollen von Bryonia alba belegt, ergaben ausschließlich Weibchen; dagegen ergab die Kreuzung alba ♀ × dioeca ♂ 50 Proz. Männchen und 50 Proz. Weibchen. CORRENS deutet dieses Resultat so: Es bestehen bei diözischen Pflanzen zwei Sippen, die nur durch Kreuzung sich erhalten können. Bei der Kreuzung dominiert das Merkmal männlich; weiblich ist rezessiv. Die Weibchen müssen im Geschlechtsfaktor homozygotisch sein (aa), die Männchen heterozygotisch (Aa). Es müssen sich in der Hälfte der Fälle die Faktoren aa kombinieren und das gibt Weibchen; in der anderen Hälfte aber A und a, und das gibt, weil A dominiert, Männchen. Bei den Versuchen mit Bryonia kommt zu dem geschlechtsbestimmenden Faktor A noch ein zweiter hinzu, den wir Z nennen und der aus einer monözischen eine diözische Pflanze macht.

Die Erbformeln[144]) sind also:

Bryonia alba zz aa	Geschlechtszellen	za
„ dioeca Männchen ZZ Aa	„	ZA und Za
„ „ Weibchen ZZ aa	„	Za.

Die beiden reziproken Kreuzungen lauten dann so:

dioeca ♀ + alba ♂ = Za + za = Zz aa; alle weiblich

alba ♀ + dioeca ♂ = { za + ZA = Zz Aa; 50 Proz. männlich
{ za + Za = Zz aa; 50 „ weiblich.

Die Annahme, daß die weibliche Pflanze homozygot mit der Erbformel aa, die männliche heterozygot mit der Erbformel Aa ist, macht auch verständlich, warum in der Natur die Männchen annähernd in gleicher Menge vorzukommen pflegen wie die Weibchen. Da man ferner im allgemeinen nicht in der Lage ist, einen Einfluß auf die Paarung der Gameten auszuüben, so kann man das Verhältnis der beiden Geschlechter nicht ändern. In einigen Fällen ist das CORRENS[145]) doch geglückt, vor allem bei Melandrium. Wird hier die Narbe mit wenig Pollen bestäubt, so erhält man 43 Proz. ♂ Pflanzen, wird aber viel Pollen aufgetragen, so treten nur 30 Proz. ♂ auf. CORRENS erklärt dieses Resultat so: Die Pollenkörner mit der Anlage a, die also Weibchen geben, wachsen rascher. Bei Aufbringen von viel Pollen findet eine Konkurrenz zwischen den Pollenschläuchen statt, und die raschwüchsigen Schläuche haben mehr Wahrscheinlichkeit, zur Paarung zu kommen, als die langsam wachsenden. Bei wenig Pollen dagegen wird jeder Pollenschlauch

143) CORRENS-GOLDSCHMIDT 1913 Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin. CORRENS 1916 Sitzber. Berl. Akad.

144) Nach Untersuchungen von GOLDSCHMIDT an Schmetterlingen (Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mechan. Heft 24 1920) wird es wahrscheinlich, daß auch bei Pflanzen monözische und diözische Formen sich nur durch verschiedene Quantitäten der Geschlechtsfaktoren unterscheiden.

145) CORRENS 1917, 1918, 1921 Sitzber. Berl. Akad.; 1921 Hereditas 2 1.

eine Eizelle finden. Da nun hier trotzdem nicht 50 Proz. ♂ Pflanzen entstehen, muß man annehmen, daß die weibchenbestimmenden Pollenkörner von vornherein in der Mehrzahl sind[146]). Aehnliche Resultate, d. h. also Vermehrung der ♀, konnten auch erzielt werden, wenn kurze Zeit nach der Bestäubung die Griffel entfernt werden, so daß nur die schnellsten Pollenschläuche zur Befruchtung kommen. Läßt man Pollen vom oberen Ende des Fruchtknotens aus keinem, verkürzt man also den Weg, den die Schläuche zurückzulegen haben, so findet man mehr Männchen als Weibchen nach der normalen Bestäubung von der Narbe aus. Endlich stellte CORRENS noch fest, daß auch durch Alternlassen des Pollens das Geschlechtsverhältnis weitgehend verschoben werden kann, und zwar dieses Mal wieder zugunsten der Männchen.

Ganz ähnliche Verhältnisse hat CORRENS[147]) auch bei Bastarden zwischen Cirsium arvense + oleraceum gefunden, wo auch das weibliche Geschlecht homogametisch, das männliche heterogametisch ist. Auch bei manchen Tieren ist das so, doch gibt es auch umgekehrt solche, die im weiblichen Geschlecht heterogametisch sind.

Bestäubung. Auf die Ausbildung der Blüte folgt die Bestäubung, die Uebertragung der Pollenkörner auf die Narbe. Dort angekommen, keimen sie, d. h. sie durchwachsen mit langem Schlauch den Griffel. Weitaus die meisten Pollenkörner können aber auch unabhängig von der Narbe zum Keimen gebracht werden. Als Keimungsbedingung gilt manchmal lediglich die Zufuhr von Wasser, manchmal auch von Zucker, Lävulose, Säuren. Manchmal sind die Keimungsbedingungen sehr eng gezogen, manchmal aber sind sie auch recht weite. Ueberall aber wo die Griffel sehr lang sind, zeigt sich, daß die Pollenschläuche, die in künstlichem Medium erzogen werden, bei weitem nicht die Länge erreichen, die sie im Griffel erreichen müssen, um bis zum Ei zu gelangen. Auf dem natürlichen Substrat aber, also im Griffel, kann ein Pollenschlauch leicht das Doppelte und mehr der natürlichen Länge erreichen[148]). Im Griffel werden also offenbar ganz besondere Bedingungen an Nährstoffen oder Reizstoffen geboten. Diese können spezifisch verschieden sein, doch gibt es eine Menge von Pollenschläuchen, die auf fremden Griffeln ansehnliche Dimensionen erlangen[149]). Andererseits aber auch solche, die nicht auf allen Griffeln einer Spezies zu gedeihen vermögen, vor allem nicht auf den eigenen. Offenbar enthält bei solchen „selbststerilen“ Blüten der eigene Griffel einen Hemmungsstoff, der den Griffeln nahe verwandter Linien fehlt[150]).

Befruchtung. Der Bestäubung folgt in der typischen Entwicklung die Befruchtung, die Verschmelzung der Eizelle mit der Spermazelle. Und der zunächst in die Augen fallende Erfolg dieser Verschmelzung besteht darin, daß die Eizelle sich zum Embryo umbildet, und daß die Ausbildung von Same und Frucht erfolgt. Alle diese Veränderungen treten für gewöhnlich nicht ein, wenn die Befruchtung ausbleibt. Der erste Erfolg der Befruchtung ist also die Aufhebung

---

146) Die Wachstumsgeschwindigkeit ist nicht bei allen Pollenkörnern mit a größer als bei allen mit A. Nur im Durchschnitt trifft das zu. Deshalb kann man niemals ausschließlich Weibchen erhalten.

147) CORRENS 1916 Sitzber. Akad. Berlin.

148) JOST 1907 Bot. Ztg. **65** 77. GUIGNARD 1886 Ann. sc. nat. VII 4 202.

149) STRASBURGER 1886 Jahrb. wiss. Bot. **17** 50.

150) CORRENS 1912 Festschr. Med.-nat. Gesellsch. Münster. SIRKS 1917 Archiv. néerl. des sc. ex. et nat. Sér. B **3** 205. LEHMANN 1919 Zeitschr. f. Abstammungslehre **21** 1. Auf das Problem der Heterostylie, das mit dem der Selbststerilität Beziehungen hat, soll hier nicht eingegangen werden. TISCHLER 1918 Biol. Cbl. 38 461. v. UBISCH 1923 Zeitschr. f. Bot. **15** 193.

einer Entwicklungshemmung. Wie kommt diese zustande? Da bei den höchststehenden Pflanzen, auf deren Betrachtung wir uns hier beschränken müssen, die männliche Sexualzelle nur aus dem Kern besteht, also weder Cytoplasma noch Chromatophoren besitzt, so wird man geneigt sein, anzunehmen, daß dieser Kern etwas bringt, was der Eizelle gefehlt hat. Nun ist bekannt, daß die Sexualzellen der höheren Pflanzen in ihren Kernen nur halb soviel Chromosomen führen wie die vegetativen Zellen; bei der Zellverschmelzung wird erst wieder die Normalzahl hergestellt. Unter diesen Umständen könnte man wohl annehmen, daß dieser Mangel an Chromosomen die Entwicklungsunfähigkeit des Eies bedinge.

Diese Anschauung wird auf den ersten Blick bestätigt durch die Erscheinungen der Parthenogenese. Unter Parthenogenese versteht man die Entwicklung einer Eizelle ohne vorhergehende Befruchtung. Eine solche findet sich bei manchen Farnen, Marsiliaarten, bei Alchemilla, Antennaria, Wickstroemia und vielen anderen Pflanzen[151]). Viele von ihnen haben die zur Befruchtung nötigen männlichen Zellen überhaupt verloren, und bei allen ist die Parthenogenese die normale Form der Entwicklung geworden; sie tritt nicht etwa nur dann ein, wenn durch irgendeinen Zufall die Befruchtung unterblieben ist. — Ueberall, wo nun eine genaue karyologische Untersuchung möglich war, hat diese ergeben, daß die Eizellen in allen solchen Fällen die unreduzierte Chromosomenzahl aufweisen (somatische Parthenogenese Winkler). In anderen Fällen freilich, wie bei Hieracium- und Thalictrumarten[152]), kommt normale Befruchtung neben Parthenogenese vor; aber da hat sich gezeigt, daß auch zweierlei Eizellen zu finden sind, solche mit der einfachen und solche mit der doppelten Chromosomenzahl, und es ist sehr wahrscheinlich, daß die ersteren nur nach Befruchtung, die letzteren dagegen nur parthenogenetisch sich entwickeln.

Wenn demnach eine Beziehung zwischen Chromosomenzahl und Parthenogenese nicht geleugnet werden kann, so scheint uns doch damit in keiner Weise bewiesen zu sein, daß die Befruchtung die bestehende Entwicklungshemmung durch die Vermehrung der Chromosomenzahl aufhebe. Wir wollen sechs Gruppen von Erscheinungen anführen, die beweisen, daß auch mit der reduzierten Chromosomenzahl Wachstum möglich ist. Zuerst nennen wir das Prothallium der Pteridophyten. Bei dieser Ordnung ist ja die reduzierte Chromosomenzahl nicht wie bei den Angiospermen im wesentlichen auf die Eizelle und ihre Schwesterzellen beschränkt, sondern sie ist einer wohlentwickelten sexuellen Generation eigen, die zu unbegrenztem Wachstum und zur Fortpflanzung auf vegetativem Wege befähigt ist. Wenn dann eine Zelle in dieser Generation, eben die Eizelle, die Entwicklungshemmung zeigt, so muß diese ihre besonderen Gründe haben. Uebrigens ist auch bei den Angiospermen ein Wachstum von Zellen mit reduzierter Chromosomenzahl nicht ausgeschlossen; man denke an den Pollenschlauch, der freilich keine unbegrenzte Entwicklungsfähigkeit besitzt. — In zweiter Linie nennen wir dann die

---

151) Zusammenfassende Darstellung von H. Winkler 1908 Progr. rei bot. 2 293. Ernst 1918 Bastardierung als Ursache der Apogamie. Jena. Winkler 1920 Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis. Jena.

152) Rosenberg 1906 Ber. Bot. Ges. 24 157; 1907 Botanisk Tidsskrift 28 143. Winkler 1908 zit in 151.

Fälle künstlicher Parthenogenese, d. h. parthenogenetische Entwicklung normaler Eier mit reduzierter Chromosomenzahl, die für gewöhnlich befruchtet werden. Aus dem Tierreich liegen namentlich Versuche von LOEB[153]) vor, aus denen hervorgeht, daß befruchtungsfähige Eier durch Einwirkung von Salzlösungen bestimmter Konzentration zu parthenogenetischer Entwicklung veranlaßt werden. Es ist wahrscheinlich, daß auch noch Eizellen von Blütenpflanzen gefunden werden, bei denen mit entsprechenden Mitteln ein gleicher Erfolg zu erzielen sein wird. Einstweilen sind solche nicht sicher bekannt. Doch hat KUSANO[154]) bei der Orchidee Gastrodia nach Bestäubung mit Pollen einer anderen Orchidee gerade die haploiden Eier gelegentlich sich teilen sehen, ohne daß freilich die Entwicklung bis zur Ausbildung eines Embryos führte; also nur die Anfänge einer parthenogenetischen Entwicklung eines befruchtungsfähigen Eies sind hier festgestellt. So muß man auf niedere Pflanzen hinweisen, bei denen sich wohl nicht ganz selten Geschlechtszellen ohne Verschmelzung entwickeln können; einen solchen Fall hat z. B. KLEBS[154a]) bei Protosiphon näher beschrieben, wo die Entwicklung ohne Kopulation durch hohe Temperatur bewirkt wird. — Drittens wäre die sogenannte Merogonie zu nennen, die Entwicklung von Eibruchstücken, insbesondere von kernlosen Bruchstücken. So hat WINKLER[155]) bei Cystosira barbata solche befruchtete kernlose Eier in normale Entwicklung treten sehen, und es ist kaum daran zu zweifeln, daß sie nur die vom Spermatozoon gebrachten Chromosomen, also die einfache Zahl, besaßen. Ganz sicher ist das der Fall bei BOVERIS[156]) Versuchen mit Seeigeleiern, in denen die Larven sich zwar kleiner, aber durchaus normal entwickelten, obwohl sie dauernd nur die Hälfte der Chromosomen normaler Individuen führten. — Viertens ist auf die interessanten Experimente EL. und EM. MARCHALS[157]) hinzuweisen, denen es gelang, künstlich Moospflanzen herzustellen, die in allen Zellen (auch den Eizellen) doppelt so viele Chromosomen besaßen als sonst in der Natur. Trotzdem mußten diese Eizellen befruchtet werden, um sich weiter entwickeln zu können. Bei der Befruchtung mit gleichfalls „diploiden“ Spermatozoen entstanden tetraploide Sporophyten. Fünftens ist die Orchidee Gastrodia[154]) zu erwähnen, die neben haploiden Eizellen auch diploide macht. Letztere bilden aber keineswegs (wie man erwarten könnte) ohne Befruchtung Samen; die Gegenwart der doppelten Chromosomenzahl bedingt also noch keine Entwicklung. In diesem Zusammenhang ist endlich auch noch auf die Versuche von WINKLER[158]) hinzuweisen, dem es gelang, experimentell tetraploide Solanumpflanzen herzustellen, die befruchtungsfähige und befruchtungsbedürftige Eizellen besaßen.

---

153) Zusammengestellt in: LOEB 1906 Vorlesungen über d. Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig.

154) KUSANO 1915 Journ. of Coll. of Agricult. Tokyo 6 7.

154a) KLEBS 1896 Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena.

155) WINKLER 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 753.

156) BOVERI 1905 Jen. Zeitschr. f. Naturw. **32** 455; 1908 Arch. f. Entw.-Mech. **44** 432.

157) EL. u. EM. MARCHAL 1907—09 Bull. Acad. belgique (Sciences); 1907 765; 1909 1249. (SCHWEIZER 1922 Flora **116** 1.)

158) WINKLER 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 417.

Aus alledem folgt, daß die Auslösung der Entwicklung bei der Befruchtung ein Reizvorgang ist, den wir durchaus der Einwirkung von Aether auf ruhende Knospen an die Seite stellen können. Solche Entwicklungsreize haben wir früher schon genügend kennen gelernt, und wir werden alsbald bei den auf die Befruchtung oder schon auf die Bestäubung folgenden Veränderungen weitere Beispiele zu besprechen haben. Auch müssen wir hervorheben, daß nicht nur in der Eizelle, sondern in allen im Embryosack eingeschlossenen Zellen erst nach einem bestimmten Reiz eine Weiterentwicklung erfolgt. Der maßgebende Reiz besteht aber gar nicht immer gerade in einer Kernverschmelzung. Es gibt eine ganze Reihe von Pflanzen, bei welchen der Embryo wie bei manchen apogamen Farnen nicht aus der Eizelle, sondern aus benachbarten Zellen hervorgeht[159]), z. B. aus den Synergiden, den Antipoden oder gar aus den Zellen des Sporangiums außerhalb der Spore (Nucellus); besonders im letzteren Fall ist eine Verschmelzung mit einer Spermazelle vollkommen ausgeschlossen. Eines bestimmten äußeren Reizes zur Ausbildung solcher Adventivembryonen bedarf es aber in vielen Fällen doch[160]). Bei Oenothera hat HABERLANDT[161]) nach Verwundungen die Entstehung von Adventivembryonen beobachtet, und ähnlichen Erfolg sollen bei Ficus Roxburghii[162]) die Stiche eines Insektes haben. Daß auch bei Pflanzen mit habitueller Parthenogenese die diploide Eizelle noch eines besonderen Reizes bedarf, um in Entwicklung zu treten, ist sicher; nach HABERLANDT[163]) soll er in „Nekrohormonen“ (S. 136) zu suchen sein, in Stoffen also, die in absterbenden Geweben auftreten. Wodurch dann aber das Absterben von Zellen in der Nähe der Eizelle bedingt ist, wissen wir nicht.

Doch kehren wir jetzt zu den Erscheinungen der normalen Befruchtung zurück. Wir wissen, daß die Eizelle eines Entwicklungsreizes bedarf, und wir können vermuten, daß auch die Spermazelle für sich allein, vielleicht nur weil ihr das nötige Protoplasma fehlt, vielleicht auch aus anderen Gründen, nicht entwicklungsfähig ist. — Nunmehr aber haben wir eine Frage von fundamentaler Wichtigkeit aufzuwerfen: Weshalb sind eigentlich die beiden Geschlechtszellen für sich allein nicht entwicklungsfähig? Tritt ihre Entwicklungshemmung aus inneren Gründen ein? Ist sie eine Alterserscheinung, und ist die Verschmelzung als ein Verjüngungsprozeß aufzufassen? Letzteres ist oft behauptet worden, und doch dürfte es nicht zutreffen; aber freilich scharfe Argumente gegen diese Auffassung lassen sich nicht anführen. Wir begnügen uns deshalb mit

159) ERNST 1901 Flora 88 37.

160) Für Nothoscordon fragrans hatte man früher angenommen, daß die „Adventivembryonen“ erst nach Befruchtung der Eizelle sich zu bilden vermöchten. Nach BALLY (1916 Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges.) entstehen sie schon vor der Befruchtung.

Die Adventivembryonen sind übrigens auch noch von einem anderen Gesichtspunkt aus interessant. Es zeigt sich nämlich, daß alle Zellen, die im Embryosack enthalten sind oder in ihn hineingelangen, die gleiche Form annehmen wie der „normale“ Embryo. Es muß also die Embryosackzelle einen diesbezüglichen Reiz auszuüben imstande sein (JUEL 1900 Svenska Akad. Handlingar 33. STRASBURGER 1878 Ueber Polyembryonie. Jena.)

161) HABERLANDT 1921 Sitzber. Berl. Akad. No. 40.

162) CUNNINGHAM zit. in HABERLANDT Anm. 161.

163) HABERLANDT 1921 Sitzber. Berl. Akad. No. 51, 1922 No. 2.

dem Hinweis auf das, was früher gegen die Notwendigkeit einer Verjüngung gesagt wurde, und fügen hinzu, daß der Modus derselben doch ein sehr eigenartiger wäre. Denn es ist wirklich nicht einzusehen, wie durch Verschmelzung zweier greisenhafter Organismen ein jugendlicher entstehen sollte; mit dem gleichen Rechte könnte man doch auf eine Vermehrung der senilen Degeneration durch die Kopulation schließen. Wenn wir also der Verschmelzung eine passendere Deutung geben können, dann werden wir die Vorstellung von einer durch sie bedingten „Verjüngung" gern aufgeben.

Eine andere Deutung hat sich uns nun in den letzten Jahren immer mehr und mehr aufgedrängt, und es herrscht jetzt eigentlich eine ziemliche Uebereinstimmung bei zahlreichen Forschern darüber, daß die Verschmelzung zweier Zellen im Befruchtungsakte in erster Linie auf eine Kombination der Eigenschaften zweier Organismen hinausläuft. Bei der ungeschlechtlichen (monogenen) Fortpflanzung, z. B. durch die Spore der Algen und Pilze, löst sich eine Zelle von der Mutterpflanze ab, aus der sich ein neuer Organismus aufbaut; dieser hat die gleichen Eigenschaften wie der elterliche. Die Spore überträgt also die Eigenschaften des Elters auf das Kind, das letztere *erbt* die elterlichen Eigenschaften.

Anders bei der *digenen* Fortpflanzung wenigstens dann, wenn die beiden Geschlechtszellen genotypisch verschieden sind. Dann kommen im befruchteten Ei die Anlagen von zwei differenten Organismen zusammen und werden da gemischt. Der Erfolg einer solchen Mischung kann ein verschiedener sein (vgl. S. 111ff.), jedenfalls aber darf man bei digener Fortpflanzung nicht wie bei monogener ein Gleichbleiben der Nachkommen erwarten, vielmehr müssen *Kombinationen* der beiden Eltern auftreten.

Bei einer derartigen Auffassung der Befruchtung erhält auch die beobachtete Entwicklungshemmung der Geschlechtszellen ganz von selbst die gewünschte neue Deutung. Sie ist als *Anpassung* zu betrachten, *die erst die Verschmelzung ermöglicht.* Denn wenn das Ei oder das Spermatozoid sofort nach seiner Bildung sich mit einer neuen Zellwand umgäbe und anfinge zu wachsen, dann wäre eben eine Protoplasma- und Kernverschmelzung der beiden Zellen nicht möglich.

Wir dürfen aber nicht verschweigen, daß die vorgetragene Anschauung über das Wesen der Befruchtung nicht auf alle Vorgänge paßt, die man als Befruchtung zu bezeichnen pflegt. Wenn die in *einer* Zelle einer Alge durch Teilung entstandenen Schwärmsporen schon beim Ausschwärmen aus der Mutterzelle paarweise kopulieren, so können die individuellen Verschiedenheiten zwischen ihnen schwerlich so groß sein, daß eine Mischung derselben irgendeinen Sinn hätte. Auch die im Staubblatt und im Fruchtblatt einer und derselben Blüte entstandenen Geschlechtszellen dürften kaum beträchtliche genotypische Differenzen aufweisen. Aber es ist ja bekannt, daß zahllose Einrichtungen in den Blüten eine „Selbstbestäubung", also die Uebertragung des Pollens auf die Narbe der gleichen Blüte, verhindern und Befruchtung zwischen den Blüten benachbarter Zweige oder gar benachbarter Stöcke herbeiführen [Kreuzbefruchtung[164])]. Auch die Gameten eines Gametangiums

164) DARWIN 1876 Effects of Cross- and Self-fertilisation. London.

sollen bei gewissen Algen nicht miteinander verschmelzen[165]. — Es braucht aber der Befruchtung nicht überall die gleiche Bedeutung zuzukommen. Denn zweifellos ist die Sexualität in verschiedenen Klassen des Gewächsreiches unzählige Male entstanden, und sie zeigt auch wesentliche Differenzen. Bei den Hymenomyzeten haben die Studien Knieps[166] zu dem Ergebnis geführt, daß nicht zwei, sondern verschiedene Geschlechter existieren, womit ein tiefgreifender Unterschied gegenüber der Sexualität der höheren Pflanzen festgestellt wurde.

Postfloration. Nach der Befruchtung erfolgt nicht nur die Bildung des Embryos aus der Eizelle, sondern es treten auch eine große Reihe von hier nicht aufzuführenden Veränderungen in der ganzen Samenknospe auf, die aus dieser den „Samen" hervorgehen lassen. Damit nicht genug, sehen wir außerhalb der Samenknospe noch mancherlei Prozesse sich abspielen. Der Fruchtknoten entwickelt sich zur Frucht, während Griffel und Narbe meist abfallen; auch die Staubgefäße, Krone und Kelch werden oft abgestoßen. Alle diese Veränderungen können als Postflorationsvorgänge bezeichnet werden. Diese sind keineswegs, wie das auf den ersten Blick der Fall zu sein scheint, unbedingt an die Befruchtung gekettet, vielmehr genügt vielfach schon die Bestäubung (die Uebertragung von Pollen auf die Narbe) oder sie treten gar schon ohne Bestäubung auf.

Es läßt sich zeigen, daß in manchen Fällen die Bestäubung dadurch von Einfluß wird, daß von den Pollenkörnern oder den Pollenschläuchen chemische Wirkungen ausgehen. Schon lange bekannt ist, daß namentlich bei den Orchideen ganz eigenartige Verhältnisse vorliegen. Denn hier erfolgt sogar die Ausbildung der Samenknospe erst, wenn Pollenschläuche auf der Narbe keimen. Dieser zweifellos chemische Reiz kann nach Strasburger[167] auch durch Pollenschläuche von Fritillaria persica und nach Treub[168] bei einer tropischen Orchidee auch durch gewisse Insekten bewirkt werden. — Fitting[169] hat gezeigt, daß auch eine Reihe anderer Postflorationsvorgänge am Perianth, der Griffelsäule, der Narbe und dem Fruchtknoten bei dieser Familie, nicht erst durch die Befruchtung ausgelöst zu werden braucht. So kann z. B. die Lebensdauer des Perianths eventuell unter Verfärbung und Schließung verkürzt oder verlängert werden. Die Griffelsäule und der Fruchtknoten können unter Vergrößerung und Verlängerung der Lebensdauer verschwellen, und die Narbe kann sich schließen. Manche dieser Erscheinungen, nämlich das Welken und Schließen des Perianths, werden schon durch Verwundungen an der Narbe ausgelöst (Verwundungen an anderer Stelle sind von geringerer Bedeutung oder ganz wirkungslos). Die anderen Vorgänge aber werden erst durch gewisse organische Substanzen bedingt, die äußerlich den Pollenkörnern ansitzen. Wir wissen von diesen in chemischer Hinsicht nur so viel, daß sie hitzebeständig und zu keiner der bekannten großen Gruppen organischer Verbindungen gehören. — Diese chemi-

165) Strasburger 1900 Bot. Ztg. 58 293, 306.

166) Kniep 1922 Verh. Würzburg. Phys. med. Ges. 47 1. Vermutlich wird auch hier der in Anm. 144 berührte Gesichtspunkt wichtig werden.

167) Strasburger 1886 Jahrb. wiss. Bot. 17 52.

168) Treub 1882 Annales Buitenzorg 3 122.

169) Fitting 1909 Zeitschr. f. Bot. 1 1; Flora 29 193; 1910 Zeitschr. f. Bot. 2 225.

schen Reize können aber auch am Perianth die gleichen Erfolge erzielen, wie sie durch Verwundung der Narbe ausgelöst werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach gehen auch von den wachsenden Pollenschläuchen und Samenknospen ähnliche chemische Wirkungen aus.

Während bei der großen Mehrzahl aller Pflanzen die Fruchtknoten bei Unterbleiben der Befruchtung abfallen, haben einige Pflanzen, namentlich Kulturpflanzen (manche Birnen, Aepfel, Stachelbeeren, Gurken, Bananen) die Fähigkeit, ohne Befruchtung, ja sogar ganz ohne Bestäubung, Früchte auszubilden, die dann natürlich keinen Samen enthalten. Diese Parthenokarpie[170]) kann auf das engste mit Parthenogenese zusammenhängen, sie kann aber auch eintreten, wenn entweder die Samenknospen schlecht ausgebildet sind, so daß sie deshalb nicht befruchtungsfähig sind, oder wenn zwar normale Samenknospen vorliegen, aber die Bestäubung verhindert wird. In den letzten Fällen kann die Fruchtbildung durch Ringelung oder Einknickung der Fruchtzweige gefördert werden. Bei der japanischen Orchidee Gastrodia bildet sich aus unbestäubten Blüten nicht nur eine nahezu normale Frucht, sondern auch Samen mit typischen Samenschalen, aber freilich ohne Embryo.

Samen. Wenden wir uns nun zur Betrachtung des Samens. Er verläßt die Mutterpflanze in einem Zustand von Wasserarmut, wie wir ihn nur bei Fortpflanzungsorganen niederer Pflanzen (Sporen) wiederfinden. Hand in Hand mit der bei der Reifung sich einstellenden Wasserabgabe schwinden dann in ihm allmählich alle Lebensäußerungen, so daß ein lufttrockener Same wie ein toter erscheint.

Es ist aber klar, wir können ihn nicht als tot bezeichnen, denn er bleibt unter Umständen viele Jahre lang entwicklungsfähig. Doch es erhebt sich da die Frage, ob diese Ruhe eine wirkliche und absolute oder nur eine scheinbare ist. Ist der Same einer Uhr zu vergleichen, die aufgezogen ist, aber des Anstoßes an das Pendel bedarf, um zu gehen? Oder ist die Ruhe keine wirkliche, finden auch im trockenen Samen Lebensäußerungen statt, die nur so wenig intensiv sind, daß sie nicht beachtet wurden? Vor allem wird man fragen, wie es sich mit der Atmung verhält, also dem Prozeß, der in der tätigen Pflanze unentbehrlich ist. Hält sie auch im trockenen Samen, in vielleicht nur stark vermindertem Grade an. Kolkwitz'[171]) Versuche, die an der Gerste ausgeführt sind, zeigen in deutlichster Weise, von wie großem Einfluß der Wassergehalt der Samen auf ihre Atmung ist, denn 1 kg Gerste schied in 24 Stunden bei Zimmertemperatur aus:

bei einem Wassergehalt von	Kohlensäure in mg
19—20 Proz.	3,59
14—15 „	1,4
10—12 „	0,35

Da nun 20 Proz. Wasser in frisch geernteter, 10—12 Proz. in lufttrockener Gerste enthalten sind, so wird man sagen müssen, die

170) Vgl. auch Kusano in Anm. 154. d'Angremond 1915 Flora **107** 57. Ewert 1907 Die Parthenokarpie. Berlin; 1910 Landw. Jahrb. **39** 463. Müller-Thurgau 1908 Landw. Jahrb. d. Schweiz. Tischler 1912 Jahrb. wiss. Bot. **52** 1; hier Zusammenstellung der parthenokarpen Pflanzen. Noll 1902 Sitzber. niederrhein. Ges.

171) Kolkwitz 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 225 (vgl. Blätter f. Gerstenbau 1901).

Atmung nimmt mit dem Austrocknen rapid ab und erreicht im lufttrockenen Samen einen Wert, der praktisch gleich Null ist; denn erst in etwa 100 Jahren würde 1 Proz. des Samengewichtes veratmet sein. Freilich kann man die Kohlensäureausscheidung durch Erhöhung der Temperatur auch im trockenen Samen beschleunigen; KOLKWITZ erhielt bei 50° schon 15 mg Kohlensäure aus dem Kilo Gerste von 10—12 Proz. Wassergehalt. Trotzdem wird man aber kaum fehlgehen, wenn man aus seinen Versuchen den Schluß zieht, daß die Atmung zur Erhaltung der Lebensfähigkeit nicht nötig ist, denn viele Samen können unbeschadet ihrer Keimfähigkeit eine noch weiter gehende Eintrocknung ertragen. Der Gerste kann man leicht das Wasser bis auf 1—3 Proz. entziehen, und SCHRÖDER[172]) gibt an, daß Gerste mit nur 2 Proz. Wasser nach 11—12 Wochen noch gut keimte.

Im Zustande solcher Austrocknung ist aber die Atmung zweifellos so gering, daß man ihr keine physiologische Bedeutung mehr zuschreiben darf. Aus diesen sowie aus gewissen neueren Erfahrungen P. BECQUERELS[173]) muß man also zweifellos schließen, daß die Atmung nicht zur Erhaltung der Keimfähigkeit nötig ist und daß während der Ruheperiode sehr wohl ein Zustand absoluter physiologischer Untätigkeit (vergleichbar dem Zustand der aufgezogenen, aber nicht gehenden Uhr) existieren kann. Ob das für alle austrocknenden Samen gilt, wissen wir nicht.

Die Samen vom Typus der Gramineen, die also weitgehende Austrocknung ertragen, behalten aber alle ihre Keimfähigkeit nur eine beschränkte Anzahl von Jahren, und solche, die sie 50 oder mehr Jahre bewahren, dürften jedenfalls zu den Ausnahmen gehören. Womit bei ihnen das endliche Aufhören der Keimfähigkeit zusammenhängt, ist nicht festgestellt; wenn man aber bedenkt, daß viele Kolloide „altern“, daß für gewisse Reserveeiweißstoffe im trocken liegenden Samen eine allmähliche Veränderung konstatiert ist, die sich in der Abnahme ihrer Löslichkeit äußert, so kann man begreifen, daß auch spezifische Protoplasmastoffe sich mit der Zeit so verändern, daß sie funktionsunfähig werden. Jedenfalls ist es ganz ausgeschlossen, daß der Tod der ruhenden Samen durch Veratmung der Reservestoffe herbeigeführt wird.

Die Pflanzen, die neben den Samen noch akzessorische Fortpflanzungsorgane, also Knollen, Zwiebeln etc., ausbilden, bedürften eigentlich noch einer besonderen Besprechung; denn es ist kaum zu bezweifeln, daß die speziellen Bildungsbedingungen der Blüten bzw. der Samen sich von denen der Brutknospen etc. unterscheiden. Hierüber ist aber nur wenig bekannt; eigentlich sind bisher nur Korrelationen zwischen den beiderlei Organen konstatiert. Es kommt z. B. nicht selten vor, daß bei gleichzeitiger Produktion von Blüten und Brutknospen diese miteinander konkurrieren, und ein Samenansatz nur stattfindet, wenn die Bildung der Brutknospen verhindert werden kann[174]). Von besonderem Interesse sind die Fälle, in denen die Brutknospen an Stelle von Blüten entstehen, z. B. bei Poa bulbosa u. v. a.; hier weiß man auch, daß gewisse äußere Faktoren die Blütenbildung bzw. die Brutknospenbildung fördern oder

172) SCHRÖDER 1886 Unters. Tübingen **2** 1.
173) P. BECQUEREL 1906 Compt rend. **143** 974.
174) Vgl. LINDEMUTH 1896 Ber. Bot. Ges. **14** 244.

hemmen[175]). So zeigen sich z. B. die Brutknospen an Blüten in der arktischen und alpinen Region in besonderer Häufigkeit.

Bedeutung der Fortpflanzung. Die biologische Bedeutung der Fortpflanzung ist bei niederen Organismen im wesentlichen klar, denn der Nutzen, der dem Organismus durch Bildung von Schwärmsporen, in der Luft sich verbreitenden Sporen und Dauersporen erwächst, ist einleuchtend. Ebenso ist die Bildung von Früchten und Samen bei höheren Pflanzen verständlich; ob nun der Organismus diese Organe nur einmal bildet und dann abstirbt, oder ob er sie viele Jahre lang erzeugt, er sorgt so nicht nur für die Erhaltung, sondern auch für die Vermehrung seiner Art. Das Bestreben aber, sich auszudehnen, neue Standorte zu erobern, sehen wir bei allen Organismen; es ist eine so charakteristische Erscheinung der Lebewesen, daß vielfach der Eindruck entsteht, ihre ganze Existenz laufe darauf hinaus, Nachkommen zu erzielen. Wir schreiben, der „Eindruck" entsteht, denn es handelt sich bei solchen Fragen nach Zwecken um Anthropomorphismen; sie führen rasch zur Endfrage: „ja was ist eigentlich der Zweck der Organismen überhaupt?" — und auf diese Frage gibt es keine Antwort.

Wenn wir also im großen und ganzen das Auftreten von Fortpflanzungsorganen biologisch verstehen, so müssen wir zugeben, daß wir über die Existenzgründe *verschiedener Arten* derselben noch keine wohlfundierten Vorstellungen haben können. Nach unserer Ansicht erfüllen alle Fortpflanzungsorgane ihren Zweck, und es gibt Organismen, die sich ausschließlich durch eine einzige Art der Fortpflanzung erhalten und vermehren.

Die oft wiederholte Behauptung, als ob ungeschlechtliche Vermehrung, mag sie nun auf rein vegetativem Weg erfolgen oder durch Parthenogenese, zu „*Degeneration*" führen, kann keine exakten Beweise für ihre Richtigkeit beibringen. Tatsächlich gibt es Pflanzen genug, die uneingeschränkt ohne sexuelle Fortpflanzung gedeihen[176]).

10. Periodizität.

Unsere Darstellung der „Entwicklung" kann nicht beschlossen werden, ohne ein Problem zusammenhängend zu besprechen, auf das man an verschiedenen Stellen stößt: die Frage nach der *Periodizität*. Periodische Erscheinungen, d. h. Vorgänge, die sich regelmäßig wiederholen, sind im Pflanzenreich außerordentlich häufig. Sie äußern sich ebensowohl im Stoffwechsel, wie im Formwechsel und im Ortswechsel. So kann z. B. die Atmung[177]) oder das Bluten[178]) periodisch erfolgen; so treten uns periodische *Bewegungen* bei kontraktilen Vakuolen, bei den Geißeln der Schwärmsporen und bei nyktinastischen Blüten und Blättern entgegen; jetzt aber stehen ausschließlich periodische Erscheinungen des *Formwechsels* zur Diskussion. Dabei handelt es sich manchmal um Vorgänge, die auf das innigste mit Außenfaktoren verknüpft sind und die sichtlich nur

175) Hunger 1887 Ueber eine vivipare Pflanze. Diss. Rostock. Schuster 1910 Flora **100** 213.

176) Vgl. S. 174 u. Moebius Anm. 110. Winkler 1920 Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis. Jena.

177) A. Meyer und Deleano 1911 u. 1913 Zeitschr. f. Bot. **3** 657 und **5** 225.

178) Romell 1918 Svensk Bot. Tidskrift **12** 446.

deshalb periodisch sich ändern, weil auch die Außenwelt einen rhythmischen Wechsel aufweist. So pflegt z. B. das Längenwachstum in der Nacht anders zu verlaufen als am Tage, und der tägliche Rhythmus in der Wachstumsgeschwindigkeit läßt sich wenigstens einigermaßen durch die Schwankungen der Beleuchtungsstärke, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit erklären. Ein Problem von größerem Interesse wird die Periodizität des Wachstums erst dann, wenn sie (ursprünglich offenbar induziert durch periodische Außenfaktoren) weiter geht, nachdem diese Faktoren konstant geworden sind, oder wenn sie von vorneherein bei konstanten Außenfaktoren erfolgt. Im ersten Fall spricht man von einer Nachwirkung des Rhythmus, im letzten von „autonomer" Periodizität.

Als PFEFFER[179]) den Begriff der Autonomie einführte, hat er nicht versäumt, ihn klar und eindeutig zu definieren: autonom ist alles Geschehen bei Konstanz der Außenbedingungen. Man hat nun einerseits gegen die Bezeichnungsweise autonom, dann aber auch gegen den Begriff Bedenken vorgebracht. Gegen die Bezeichnungsweise zunächst das, daß DRIESCH unter Autonomie etwas ganz anderes verstehe als PFEFFER, sodann das, daß manche Autoren aus dem Wort „autonom" schließen zu müssen glauben, man nehme hier ein Geschehen ohne Mitwirkung der Außenwelt, oder gar ohne „Ursachen" überhaupt an. Daß solche Annahmen PFEFFER ganz fern gelegen haben, ist klar und seine Schuld ist das Mißverständnis nicht.

Ein gutes Modell für die periodischen Erscheinungen geben die LIESEGANGschen Ringe, auf die wohl KÜSTER[180]) zum erstenmal in diesem Zusammenhange hingewiesen hat. Wenn man eine 10-proz. Gelatine, die etwas Kaliumbichromat enthält, in dünner Schicht erstarren läßt und dann einen Tropfen einer starken Silbernitratlösung an einer kleinen Stelle ihr aufsetzt, so diffundiert das Nitrat und es kommt zur Ausfällung von Silberchromat. Dieses erscheint aber in konzentrischen Kreisen (Fig. 76), deren Abstand nach außen immer größer wird; sie werden von Zonen getrennt, in denen keine solche Ausfällung stattfindet. Betrachtet man nun Gelatine + Bichromat + Silbernitrat als ein geschlossenes System von Körpern, alles andere ihnen gegenüber als Außenwelt, so kann man wohl sagen, die rhythmische Ringbildung erfolgt hier „autonom" bei ganz konstanten Außenbedingungen. Die größte Aehnlichkeit mit solchen LIESEGANGschen Ringen haben gewisse Pilze, die in Form von Hexenringen wachsen können, d. h. bei ihrem Wachstum von einem Zentrum aus ihre Fortpflanzungsorgane periodisch in Zonen ausbilden. Vermutlich kommen diese Zonen dadurch zustande, daß die Pilze bei ihrem zentrifugalen Wachstum die Gelatine durch Wegnahme von Nährstoffen oder durch Ausscheidung von Giften so verändern, daß sie eine Zeitlang in ungünstigem Substrat wachsen müssen; wenn dann die Sporenbildung aufhört und die Veränderung des Substrates weniger rasch erfolgt, tritt der Pilz wieder in günstigere Lebensbedingungen, und schließlich ist der Moment gekommen, wo wieder Sporenbildung möglich wird usf. Wenn man im Falle der Silberchromatringe von einer autonomen Periodizität sprechen darf, so scheint das bei den Hexenringen auf den ersten Blick nicht erlaubt zu sein. Denn hier wird niemand das System Nährgelatine +

179 PFEFFER Pflanzenphysiologie 2. Aufl. 2 356.
180) KÜSTER 1913 Ueber Zonenbildung in kolloidalen Medien.

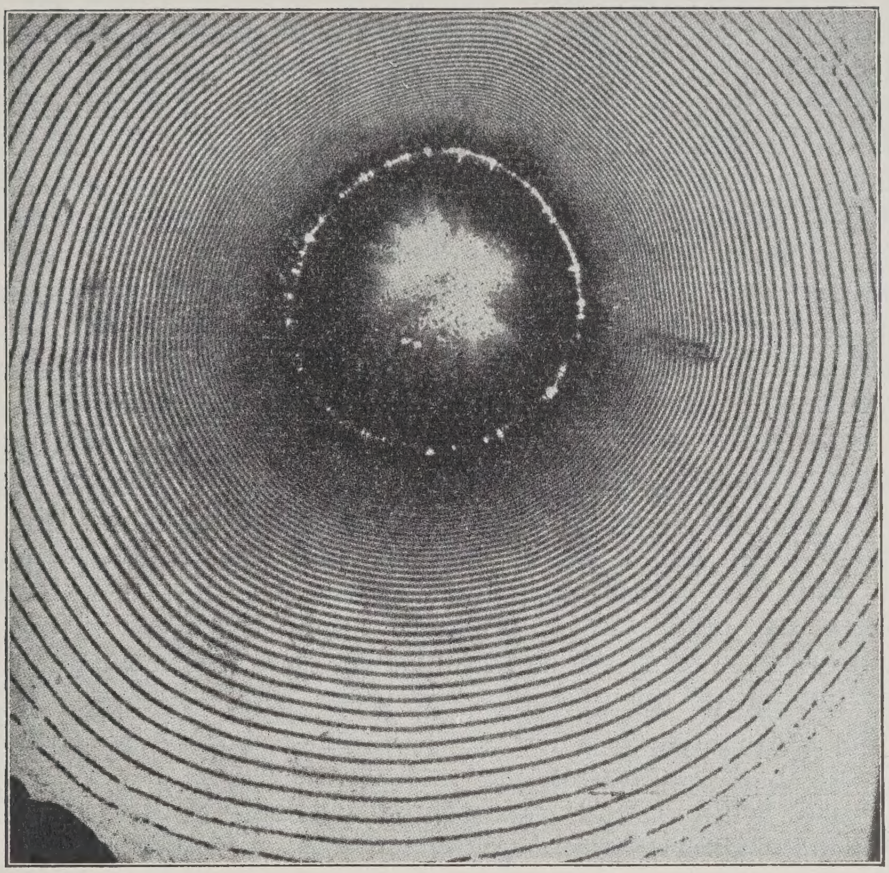


Fig. 76. Zonenbildung von Silberchromat in Gelatine nach KÜSTER.

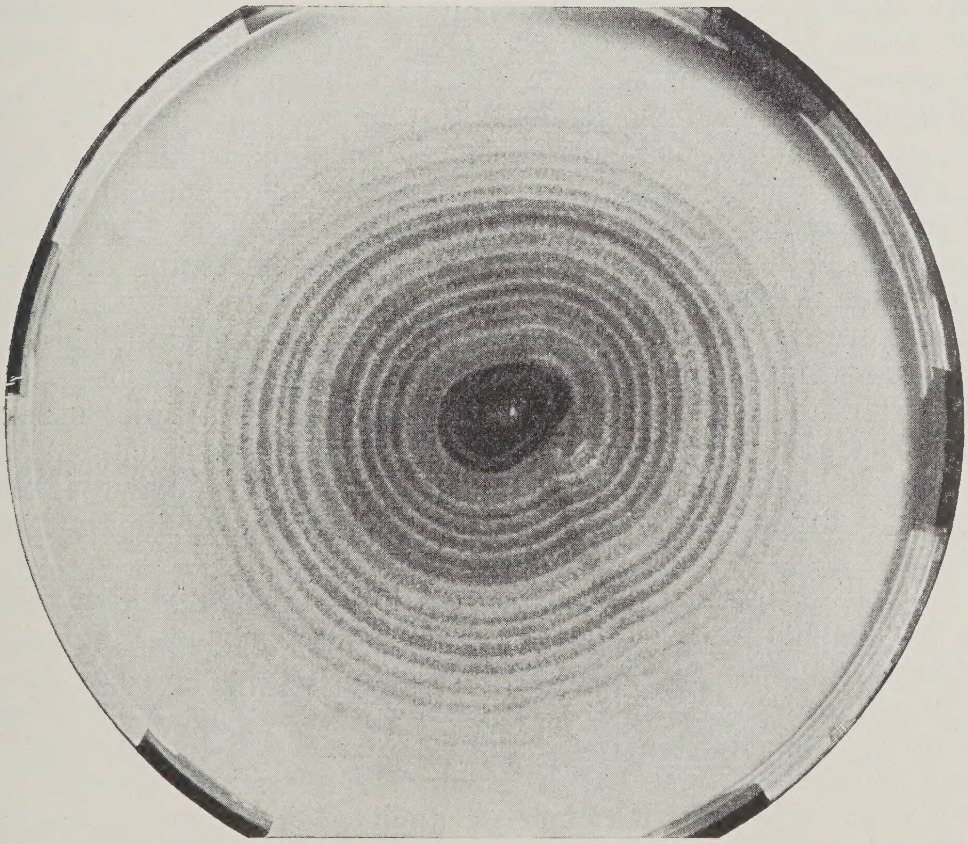


Fig. 77. Zonenbildung beim Wachstum von Acrostalagmus cinnabarinus auf 2-proz. Glukoseagar. Nach MUNK.

Pilz als ein einheitliches auffassen wollen. Dann ist also die Veränderung in der Umgebung die Ursache der Zonenbildung. Allein die Verhältnisse liegen hier deshalb so kompliziert, weil diese Veränderung in der Umgebung vom Pilz selbst herrührt. So ist also schließlich doch dieser selbst Ursache der Hexenringbildung und man kann demnach auch hier von autonomer Periodizität reden.

Den größten Anstoß an dem „autonomen" Geschehen hat Klebs und seine Schule genommen, und zwar, was ausdrücklich gesagt werden muß, auch am Begriff selbst. Wie überall, so sieht Klebs auch bei periodischen Erscheinungen drei Gruppen von Ursachen: 1) Die spezifische Struktur, 2) die inneren Bedingungen und 3) die äußeren Ursachen. Autonom im Sinne Pfeffers wäre nun ein Geschehen, das nach einer Aenderung in der ersten und zweiten Gruppe von Ursachen eintritt, während die dritte Gruppe ungeändert bleibt.

So leicht es nun auch theoretisch ist, die ersten von den zweiten Ursachen zu trennen, so schwierig ist es im Einzelfall zu sagen, ob eine Erscheinung in erster Linie von inneren Bedingungen verursacht wird oder von der spezifischen Struktur.

Um hier ganz klar zu sein, müssen wir etwas weiter ausholen. Die Annahme einer spezifischen Struktur dient Klebs nur zur Erklärung der Tatsache, daß jeder Organismus bestimmte Fähigkeiten, eine bestimmte „Potenz" hat.

Es wurde schon früher ausgeführt, daß die Forschung „über den philosophischen Begriff der spezifischen Struktur hinweg gegangen ist", und daß wir mit der Annahme von „Anlagen" oder „Genen" auskommen. Wenn die Pflanze also die „Potenz" für irgendwelche Erscheinungen besitzt, so hat sie auch die „Anlagen" dafür. Es muß demnach auf alle Fälle jedes periodische Geschehen auf irgendwelchen Anlagen beruhen. Doch sind dabei zwei wesentlich verschiedene Fälle denkbar. Im einen können gewisse Gene, durch eine Periodizität in den Außenfaktoren oder in den inneren Bedingungen veranlaßt, das periodische Wachstum bewirken; dieselben Gene würden aber bei konstanten Außen- oder konstanten Innenbedingungen ein gleichmäßiges aperiodisches Wachstum bewirken. Im anderen Fall dagegen können Gene gegeben sein, die auch bei Konstanz der Außen- und Innenfaktoren für Rhythmus in der Entwicklung sorgen. Wenn man diese Möglichkeiten kurz bezeichnen will, so sagt man wohl, im ersten Fall rührt die Periodizität aus äußeren oder auch aus inneren Ursachen und ist nicht erblich, im zweiten ist sie durch „Gene" bedingt — und ist erblich. Man weiß aber, daß in jedem Fall nur durch das Zusammenwirken von äußeren und inneren Bedingungen sowie von Genen die Entwicklung erfolgt.

Vielleicht läßt sich der Unterschied zwischen beiden Möglichkeiten auch noch durch ein Beispiel klar machen: Wir kennen zahlreiche Pflanzen, die Zwerge bilden. Dies geschieht aus zwei ganz verschiedenen Gründen. Manche Zwergbildner haben eine Anzahl Gene, die die Größe bestimmen, und die demnach unter gewissen Konstellationen auch Zwerge bedingen können. Andere haben neben diesen Faktoren auch noch einen Hemmungsfaktor, der unter allen Umständen die Größe der Pflanze herabdrücken wird. Im letzten Falle haben wir also erblichen Zwergwuchs, im anderen einen induzierten Zwergwuchs.

Ob nun ein solcher spezifischer Verzwergungsfaktor vorhanden ist oder nicht, darüber kann nur das Vererbungsexperiment Aufschluß geben. Ein solches aber wird nur dann möglich sein, wenn zwei sonst gleiche Sippen eben in dem einen Punkt differieren, daß die eine den Zwergfaktor führt, die andere nicht. Läßt uns aber das Vererbungsexperiment im Stich, so sind wir nicht in der Lage, eine sichere Aussage zu machen, ob der Zwergwuchs „vererbt" oder „induziert" sei.

So liegt der Fall nun tatsächlich bei den meisten periodischen Erscheinungen. Wenn uns Periodizität bei konstanten Außenbedingungen entgegentritt, wissen wir nicht, ob sie die Folge irgendwelcher Rhythmik in den Innenbedingungen ist oder durch ein besonderes Gen bedingt wird.

Bei Gegenwart eines solchen auf Periodizität hinarbeitenden Genes müßte dann noch lange nicht immer und notwendig auch äußerlich eine Periodizität zutage treten. Denn wir wissen ja, daß jedes Gen seine Entfaltungsbedingungen hat.

Vielleicht erscheint aber die Annahme von besonderen Genen, die gerade auf Periodizität hinarbeiten, wenig wahrscheinlich. Da sei daran erinnert[181]), daß Hyoscyamus niger als einjährige und als zweijährige Pflanze auftreten kann. Man wird hier gewiß zunächst glauben, daß äußere Einflüsse entscheiden, ob das einzelne Individuum einjährig oder zweijährig sei. Tatsächlich aber ergibt der Kulturversuch, daß zwei verschiedene völlig konstante Sippen vorliegen, und wenn diese gekreuzt werden, zeigt sich in F_1 ein Dominieren der Zweijährigkeit über die Einjährigkeit, sämtliche Bastarde blühen erst im zweiten Jahr; und in F_2 tritt regelrechte Spaltung ein. Damit ist bewiesen, daß eine genotypische Differenz in einem Merkmal zwischen den beiden Sippen vorliegt. Nichtsdestoweniger aber kann es vorkommen, daß ein Glied der zweijährigen Rasse schon im ersten Jahr sich zur Blüte anschickt, daß also die Zweijährigkeit unterdrückt wird, trotz der dafür vorhandenen Anlage. So gut wie für Einjährigkeit und Zweijährigkeit könnten nun aber auch für periodisches und unperiodisches Wachsen Gene da sein. — Wohl weil Pfeffer diese Schwierigkeiten kannte, hat er auf die Zergliederung seiner inneren Ursachen in spezifische Struktur einerseits und innere Bedingungen andererseits verzichtet. Auch in den früheren Auflagen dieses Buches wurden diese Schwierigkeiten betont und heute erscheinen sie uns nur noch größer. Unter diesen Umständen können wir heute noch weniger als früher Klebs folgen und die Zergliederung der Innenfaktoren in innere Bedingungen und spezifische Struktur praktisch durchführen, wenn wir auch die theoretische Bedeutung dieser Trennung vollauf würdigen. Wir bleiben also bei der Pfefferschen Trennung in aitiogene Erscheinungen, die eine äußere Ursache haben, und autonome Erscheinungen, die von Innenursachen bedingt sind. Doch scheint es uns nützlich in Anbetracht der vielen Mißverständnisse eine neue Bezeichnung einzuführen[181a]) und von endonomen sowie von ektonomen

181) Correns 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 517.

181a) Einen anderen Vorschlag macht Stålfelt[184]), der die der spezifischen Struktur entspringenden Vorgängen als autonom bezeichnen möchte. Wir können ihm nicht beistimmen. Ueber die Frage nach der Autonomie der

Ursachen zu sprechen. So wäre also auch von ektonomem Rhythmus zu reden, wenn dieser nur durch Außenfaktoren bedingt ist, von endonomem dagegen, wenn Innenfaktoren die Hauptrolle spielen.

Die ektonomen Rhythmen erfordern aber noch einige Bemerkungen. Man glaubte wohl früher allgemein, daß nur periodisch verlaufende Außenvorgänge einen ektonomen Rhythmus bei der Pflanze bewirken könnten. MUNK[182]) hat aber unter Hinweis auf gewisse physikalische Erscheinungen gezeigt, daß allein das Hinzutreten eines neuen Faktors zu mehreren schon einwirkenden ein bisher gleichförmiges Geschehen in ein periodisches umwandeln könne. Er unterscheidet einen primären Rhythmus, der bei Konstanz der Außenbedingungen eintritt, und einen sekundären, der abhängig ist von einem Rhythmus in der Außenwelt.

Bei so komplizierter Sachlage erscheint es begreiflich, daß die periodischen Erscheinungen, zu denen wir uns nun im einzelnen wenden, noch wenig in kausaler Hinsicht geklärt sind.

I. Periodizität der Zellteilung.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Zell- und Kernteilungen bei manchen Pflanzen, z. B. bei Spirogyra, etwa auf Mitternacht fallen. Hier haben wir es mit der bei Algen verbreiteten Tatsache zu tun, daß das Licht die Teilung hemmt. Bei höheren Pflanzen ist solch ein durchgreifender Einfluß des Lichtes zweifellos nicht vorhanden, man erhält vielmehr zu allen Tageszeiten Kernteilungen. Aber freilich nicht immer in gleicher Menge. In diesem Sinne fand KARSTEN[183]) bei Sproßvegetationspunkten von Zea und Pisum einen deutlichen Rhythmus: die Maximalzahl der Kernteilungen wurde in der Nacht beobachtet. Das Resultat war das gleiche, einerlei ob die Objekte dauernd verdunkelt oder bei konstanter Beleuchtung gehalten wurden. Da bei Wurzeln ähnliches nicht zu beobachten war, sieht KARSTEN in dem Tagesrhythmus bei Sprossen eine Nachwirkung des periodischen Lichtwechsels, dem die Mutterpflanze des verwendeten Saatgutes ausgesetzt war, eine Nachwirkung also, die vererbt sein soll. Untersuchungen von STÅLFELT[184]) aber, die an einem viel größeren Material ausgeführt wurden und dementsprechend viel zuverlässigere Resultate ergeben mußten, haben gezeigt, daß auch bei Wurzeln, die in konstanter Finsternis wuchsen, eine Tagesperiodizität der Kernteilung existiert, daß ihre maximale Teilungsfrequenz vormittags 9—11 Uhr, die minimale nachts 9—11 Uhr liegt. Daraus folgt zunächst einmal, daß die Erklärung KARSTENS, die sich auf das gegensätzliche Verhalten von Wurzeln und Sproß gründet, nicht richtig sein kann. Zweitens ergibt sich die Notwendigkeit, die KARSTENschen Befunde an einem sehr viel größeren statistischen Material zu prüfen. Wie auch das Ergebnis einer solchen Prüfung ausfallen mag, an der

---

Periodizität ist noch zu vergleichen KÜSTER 1918 Flora 111/112 S. 621. KNIEP 1915 Naturwissenschaften.

182) MUNK 1912 Centralbl. Bakt (II) **32** 353; 1914 Biol. Cbl. **34** 621. LIESKE 1921 Morphologie u. Biologie der Strahlenpilze. Leipzig. S. 168.

183) KARSTEN 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 1; 1918 ebenda **10** 1.

184) BARANETZKI 1879 Mém. acad. St. Pétersbourg (7) 27. GODLEWSKI 1889/90 Anz. Akad. Krakau. STÅLFELT 1921 Svenska Vetenskap-akad. Handlingar **62** 1.

Annahme der Uebertragung einer bestehenden Tagesperiodizität über den Samen hinaus — die übrigens auch bei anderer Gelegenheit schon in der Literatur erörtert worden ist — wird man nicht festhalten können. Wenn man sich auch vorstellen kann, daß ein gewisser Rhythmus z. B. von 12 oder 24 Stunden vererbbar sei, so ist es doch ganz unmöglich, anzunehmen, daß die zeitliche Lage seiner Maxima und Minima sich durch eine beliebig lange Dauer der Samenruhe hindurch konservieren kann, durch eine Zeit also, wo nicht nur jede periodische Tätigkeit, sondern jedes physiologische Geschehen stillsteht. Das wäre gerade so, wie wenn man von einer Uhr verlangen wollte, daß sie — nachdem sie eine beliebige Zeitlang still gestanden hat — von selbst wieder die richtige Zeit zeigen soll, nachdem sie in Gang gesetzt worden ist. —

Einen Parallelfall zu dem Problem, das uns jetzt beschäftigt, werden wir später, bei den nyktinastischen Bewegungen, kennen lernen und das dort zu Sagende wird auch hier gelten: Wir wissen nicht, ob wirkliche Konstanz der Außenbedingungen geherrscht hat. Wenn auch Licht und Temperatur und Feuchtigkeit konstant waren, so ist doch immer noch möglich, daß ein unbekannter Faktor mit tagesperiodischer Schwankung Einfluß hat.

II. Periodizität im Längenwachstum.

Es soll hier nicht noch einmal auf die ektonome Periodizität in der Streckung eines am Lichtwechsel befindlichen Samens eingegangen werden, auf die S. 194 kurz hingewiesen wurde und die als sekundärer Rhythmus im Sinne Munks leicht verständlich ist. Es haben aber Baranetzki und Godlewski[184]) gefunden, daß Pflanzen von Brassica und Phaseolus, die bei konstanten Bedingungen in Dunkelheit gehalten wurden, einen tagesperiodischen Rhythmus aufwiesen. Dieser Fall ist ebensowenig geklärt wie der der Kernteilungen, und es ist heute am wahrscheinlichsten, daß eben keine wirklich konstanten Außenbedingungen vorlagen.

Neben dieser täglichen Periodizität im Längenwachstum gibt es aber auch noch die sog. „große Periode", die früher schon besprochen wurde. Kein Zweifel, daß das langsame Beginnen des Wachstums, die Steigerung bis zu einem Maximalwert und schließlich wieder die Abnahme bis zu Null bei konstanten Außenbedingungen erfolgt. Somit ist diese Periodizität für uns endonom, und es erscheint ganz ausgeschlossen, näher zu untersuchen, inwieweit nun etwa spezifische Gene eine Rolle dabei spielen. — In manchen Fällen sahen wir statt der einfachen eine Doppelperiode auftreten. So wurde für Phycomyces gezeigt (S. 27), daß nach Wachstumszunahme Abnahme, Stillstand, erneuter Beginn, Zunahme, Abnahme einander folgen. So der Sporangienträger bei konstanten Außenbedingungen. Die ihm verwandte vegetative Hyphe wird unter denselben Außenfaktoren zweifellos kontinuierlich und gleichmäßig weiter wachsen. Es ist klar, daß die Unterbrechung der Streckung zusammenhängt mit der Anlage des Sporangiums, daß erst nach dessen Fertigstellung wieder Baumaterial für das Wachstum des Trägers zur Verfügung steht, daß also ein spezifisches Gen, das zur Einstellung des Wachstums führt, nicht nötig ist. Eine Sicherheit aber für diese Deutung besteht nicht.

Wir übergehen die Erscheinungen der Periodizität in der Gewebespannung[185]) und wenden uns zur

III. Periodizität in der Blattbildung.

Perioden, in denen Laubblätter gebildet werden, wechseln mit solchen ab, in denen Niederblätter (Knospenschuppen) entstehen, Perioden, in denen Blattbildung überhaupt stattfindet, wechseln mit solchen, wo keine Blätter entstehen.

Es gibt zweifellos Bäume und Sträucher, die unter günstigen äußeren Umständen kontinuierlich Laubblätter entfalten. Ein solches Verhalten werden wir vor allem in den Tropenländern erwarten dürfen, die in Feuchtigkeit und Temperatur keine nennenswerten Schwankungen aufweisen. In Buitenzorg hat VOLKENS[186]) nur bei wenigen Bäumen, nämlich bei Albizzia moluccana, Artocarpus incisa und Morinda citrifolia kontinuierlich Blattbildung beobachtet, während KLEBS[187]) annimmt, daß diese Wuchsweise bei Tropenbäumen sehr verbreitet ist. Allem Anschein nach treffen wir bei unseren Rosen und manchen anderen Sträuchern auf dasselbe Verhalten. Sie fahren im Herbst mit der Blattbildung fort, wenn sie in ein Warmhaus gestellt werden, im Freien aber erleiden sie im Spätherbst aus äußeren Gründen einen Wachstumsstillstand.

Die Mehrzahl der Bäume verhält sich aber auch in den Tropen ganz anders. Es wechseln in der Laubbildung Zeiten lebhafter Tätigkeit mit solchen äußerlicher Ruhe ab. Es werden in oft ganz wenigen Tagen Zweige aus dem Knospenzustand in Streckung übergeführt und dann werden neue Knospen an ihnen gebildet, die später ebenfalls wieder „stoßweise" entfaltet werden. Als Beispiel für dieses Verhalten sei zunächst Hevea brasiliensis angeführt. In dem immer warmen und feuchten Klima des brasilianischen Regenwaldes bei Para macht der junge Baum eine große Anzahl von Trieben im Laufe eines Jahres. Bei einem bestimmten Exemplar hat HUBER[188]) am 10. Dezember 1896, am 20. Januar, 12. März, 25. April, 6. Juni 1897 jeweils den Beginn eines Triebes notiert, der zu seiner Entfaltung etwa 30 Tage brauchte, worauf dann eine Ruhezeit von ca. 10 Tagen folgte. Außer den fünf dem Datum nach angeführten Trieben machte die betreffende Pflanze noch 3 Sprosse im Laufe des Jahres 1897. Jeder Trieb beginnt mit kurzen Internodien, bildet dann längere, schließlich wieder kürzere; er trägt an der Basis Niederblätter, dann Laubblätter und am Ende hat er die von Schuppen umschlossene Knospe für den nächsten Trieb. Nach den Beobachtungen von KLEBS[186]), VOLKENS[187]) und SIMON ist nun ein derartiges „schubweises" Wachstum bei Tropenbäumen außerordentlich verbreitet. Dabei erfolgen die einzelnen Schübe bei verschiedenen Exemplaren einer Spezies, die nebeneinander unter gleichen Bedingungen kultiviert werden, zu ganz verschiedenen

185) KRAUS 1881 Abh. Naturforsch. Ges. Halle **15** 1; 1895 Annales jard. Buitenzorg **12** 210.

186) KLEBS 1911 Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Abh. 23; 1912 Biol. Cbl. **32** 257; 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 734; 1917 Biol. Cbl. **37** 373. LAKON 1913 Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft **11** 28.

187) VOLKENS 1912 Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin. Aehnliche Resultate bei SIMON 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 76.

188) HUBER 1898 Bot. Cbl. **76** 259.

Zeiten, ja es kommt sogar sehr häufig vor, daß die einzelnen Zweige eines Baumes untereinander stark differieren. So findet man z. B. bei Amherstia nobilis an einem Baum zu gleicher Zeit Zweige mit ruhenden Endknospen und solche mit wachsenden Trieben in allen Stadien der Entwicklung.

Auch in unserer einheimischen Flora gibt es Bäume, die im Laufe des Sommers in der Knospe den ganzen nächstjährigen Trieb, mit allen seinen Blättern, Knospen und eventuell auch Blüten anlegen und die dann im nächsten Frühjahr oft in überraschend kurzer Zeit diese Anlagen entfalten [Eiche, Buche etc.[189]]. Aehnlich wie bei Hevea sind auch hier die Internodien, oft auch die Blätter durch gesetzmäßige Größendifferenzen ausgezeichnet, die schon in der Knospe angelegt sein können. Der Unterschied zwischen unseren stoßweise entfaltenden Bäumen und denen der Tropen liegt darin, daß das Austreiben bei uns in der Regel nur einmal im Jahre, im Frühjahr, stattfindet. Es gibt freilich Ausnahmen, von denen wir den Johannistrieb noch zu besprechen haben (S. 202).

Ueber die Ursachen der besprochenen Periodizität sind recht verschiedene Ansichten ausgesprochen worden. Auf der einen Seite hat Schimper[190]) im Eintreten von Ruheperioden eine unabänderliche Eigentümlichkeit der Pflanze erblickt, auf der anderen Seite sucht Klebs[191]) solche autonome Periodizität ganz zu leugnen, während schließlich Volkens und Simon[192]) sich mehr Schimper anschließen, ohne in den Fehler zu weitgehender Verallgemeinerung zu fallen. Zweifellos gibt es Pflanzen, deren Entwicklung bei günstigen Außenbedingungen länger als ein Jahr weiter geht, und es wäre insbesondere bei monokotylen Bäumen, denen eine durch Verzweigung bedingte Komplikation fehlt, wohl denkbar, daß sie jahrelang in gleichem Tempo ein Laubblatt nach dem anderen entfalten. — Bei allen derartigen Pflanzen wird mit zunehmender Höhe der Sprosse die Versorgung der Gipfel mit Wasser und Nährsalz und die Zufuhr von organischer Substanz zu den Wurzeln immer schwieriger werden und aus derartigen inneren Ursachen kann ihr Wachstum kein unbegrenztes sein. Es ist aber anzunehmen, daß man einen Vegetationspunkt durch Jahrhunderte hindurch im Wachsen erhalten könnte, wenn man dafür sorgte, daß stets in einer gewissen Entfernung von ihm am Stamm sich neue Wurzeln bilden und daß diese in günstige Lebensbedingungen gelangen, mit anderen Worten, wenn man die Pflanze andauernd durch Stecklinge „verjüngt". — Ganz sicher gibt es aber auch Pflanzen, bei denen auf die Entfaltung von Blättern Ruheperioden folgen, die teils wenig stabil und leicht überwindlich, teils außerordentlich fest sind.

Die Frage nun, um die sich die ganze Diskussion in der Literatur der letzten Jahre dreht, ist die, ob die Festigkeit der Ruhe so weit gehen kann, daß man sie als erblich fixiert betrachten muß. Diese Diskussion aber ist nicht frei von allerhand Mißver-

---

189) Jost 1891 Bot. Ztg. 49 485. Küster 1898, Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot. 2 401. Berthold 1904 Zur Physiologie d. pflanzl. Organisation 2 I. Leipzig. Moore 1909 Bull. Torr. Club 36 117.

190) A. F. W. Schimper 1898 Pflanzengeographie. Jena.

191) Klebs 1911 ff. s. Anm. 187. Vgl. auch Lakon 1915 Biol. Cbl. 35 401 und Kniep 1915 Die Naturwissenschaften.

192) Volkens u. Simon s. Anm. 186.

ständnissen, von denen viele durch den Ausdruck „autonom" bedingt sind. — Wir suchen, soweit das möglich ist, die Frage nach zwei Gesichtspunkten zu behandeln: 1) Ursachen des Ruhebeginns, 2) Ursachen der Aufhebung der Ruhe.

1) Herstellung der Ruheperiode. — Wie erwähnt, kann bei manchen Bäumen das Längenwachstum der Triebe schon außerordentlich früh eingestellt werden, z. B. im Mai. In dieser Zeit ist die Temperatur die denkbar günstigste für das Wachstum, und das Licht muß die CO_2-Assimilation stark fördern. Es ist also klar, daß weder in der Temperatur noch im Licht die Ursache der Wachstumseinstellung gefunden werden kann. Da vielfach bei dieser „stoßweisen Entfaltung alle in der Knospe angelegten Blätter aus dem embryonalen Zustand zu ihrer definitiven Größe gestreckt werden, so kann vielleicht die Ruhe einfach dadurch bedingt sein, daß embryonale Anlagen, die sich entfalten könnten, zunächst nicht mehr vorhanden sind. Später im Sommer aber sind solche vorhanden, und es frägt sich, gibt es Bedingungen, unter denen sie sich gegen die Gewohnheit zur vorzeitigen Entfaltung zwingen lassen? In der Tat kommt eine solche vorzeitige Entfaltung nicht selten in der Natur vor, indem die Eiche und manche andere Bäume an einzelnen oder auch an zahlreichen Knospen einen zweiten Trieb, den sog. Johannistrieb[193]), und manchmal auch noch einen dritten Trieb entwickeln, über deren Ursachen wir aber nur wenig wissen. Für unsere Frage sind deshalb künstliche Eingriffe, die dahin führen, daß das Wachstum gar nicht zum Abschluß kommt, oder von neuem aufgenommen wird, sehr viel wichtiger. Vor allem drei Methoden sind bekannt geworden, die dahin führen: 1) Entblätterung, 2) Austreiben im Dunkeln, 3) Zuführung reichlicher Mengen von Nährsalzen.

Die Entblätterung[194]) führt nur dann zum Ziel, wenn sie frühzeitig erfolgt. Sie zeigt zunächst, daß eine Korrelation zwischen den Laubblättern und den Knospen besteht der Art, daß das vollfunktionierende Blatt die Knospen an der Entfaltung hemmt. Offenbar ist der Effekt der Verdunklung[195]) ein ganz ähnlicher; es ist gleichgültig, ob das Blatt ganz abgeschnitten wird oder nur an seiner wichtigsten Funktion gehemmt wird. Dabei wirkt die Verdunklung besonders nachhaltig; nicht nur die für das nächste Jahr bestimmte Knospe, sondern auch noch weitere können proleptisch zur Entfaltung gezwungen werden. Die Nährsalzzufuhr endlich wird in der Weise herbeigeführt, daß man die Pflanze in einen nährsalzreichen Boden bringt, eventuell auch so, daß man einen Steckling von ihr herstellt und reichlich mit Nährsalzen versieht. In beiden Fällen liegen also auch noch tiefer greifende Veränderungen, nämlich erneute Wurzelbildung vor, die für den Erfolg von Bedeutung sein können. In ähnlicher Weise wie bei den einheimischen kann man auch bei stoßweise entfaltenden tropischen[196]) Bäumen durch Entblätterung, Nährsalzzufuhr etc. das Eintreten einer Ruheperiode hindern oder die schon eingetretene aufheben.

---

193) Späth 1912 Der Johannistrieb. Berlin.
194) Goebel 1880 Bot. Ztg. 38 753.
195) Jost 1893 Bot. Ztg. 51 89.
196) Klebs zit. in Anm. 187.

Aus alledem folgt, daß die bestehende Periodizität keine unabänderliche ist, wir wissen aber nicht, ob es möglich sein wird, solche Bäume ganz kontinuierlich wachsen zu lassen. Letzteres ist aber wohl denkbar, da z. B. beim Ahorn oder bei Forsythia alle Uebergänge zwischen stoßweise entfaltenden und den ganzen Sommer über andauernd wachsenden Sprossen zu beobachten sind. KLEBS[197]) hat nun die Hypothese aufgestellt, daß allgemein das Wachstum dadurch zum Stillstand kommt, daß ein Mangel an Nährsalzen, zum mindesten ein relativer Mangel an solchen, also ein Ueberwiegen der organischen Nährstoffe einsetzt. Dafür kann er auf die Erfahrungen mit vermehrter Düngung hinweisen, die eben besprochen wurden, er nimmt aber auch — ohne das näher zu begründen — an, daß durch Entblätterung dem Vegetationspunkt Nährsalze zugänglich werden, die ihm vorher fehlten. Daß das möglich ist, wird unbedingt zuzugeben sein, daß aber die erste und wichtigste Wirkung eines derartigen brutalen Eingriffes in das Leben der Pflanze in der Verschiebung der Nährsalzzufuhr bestehe, scheint uns nicht recht wahrscheinlich. Aus der Wachstumseinstellung durch die genannten äußeren Faktoren soll dann eine feste Ruheperiode dadurch hervorgehen, daß bei anfangs noch weiter gehender Assimilation durch die Anreicherung an organischen Stoffen die Fermente unwirksam werden.

Die Gedanken, die KLEBS da ausgesprochen hat, sind zweifellos von hohem Wert, insofern sie zu neuen Untersuchungen angeregt haben; aber von einem Beweis für diese Anschauung kann doch keine Rede sein. Es hat niemand gezeigt, daß wirklich ein Mangel an Nährsalzen nach der Blattentfaltung eintritt, im Gegenteil, wenn etwas auf diesem Gebiet festgestellt ist, so ist es die Tatsache, daß zur Zeit der sommerlichen Knospenruhe bei der Buche gerade ein relativ hoher N-Gehalt nachgewiesen werden konnte[198]).

KLEBS[199]) hat noch eine Menge von Versuchen ausgeführt, um zu beweisen, daß die Ruhe nicht erblich fixiert sei. So hat er insbesondere durch dauernden Wechsel verschiedener Reize z. B. die Eiche, die normal nur kurze Zeit treibt, zu immer neuem Wachstum gezwungen und hat gezeigt, daß Ailanthus offenbar nur aus äußeren Gründen im Herbst das Ende der Triebe absterben läßt. Er hat ferner bewiesen, daß man bei der Mimosacee Pithecolobium Samar „mit der gleichen Sicherheit Wachstum oder Ruhe bewirken kann, wie bei einer Vaucheria Zoosporenbildung oder geschlechtliche Fortpflanzung oder wie bei einer chemischen Substanz den flüssigen oder festen Zustand“. Ein einzelnes Exemplar wuchs in Erde ausgepflanzt auch im Winter kontinuierlich weiter, ruhte nach Eintopfen im zweiten Winter 5 Monate lang und wuchs nach Verpflanzung in neue Erde und nach Zurückschneiden im dritten Winter ohne Pause. Auch gelang es, hier zu zeigen, daß Zufuhr von KNOPscher Lösung das Wachstum fördert, ihre Entziehung Ruhe herbeiführt.

Auch von anderer Seite sind Argumente für die KLEBSsche Hypothese über die Ruheperiode vorgebracht worden. So sucht z. B.

---

197) KLEBS 1917 Biol. Cbl. **37** 407.
198) RAMANN u. BAUER 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 67.
199) KLEBS 1917 s. 197.

Lakon[200]) den Beweis dafür, daß ein Uebermaß von Reservestoffen, die Enzyme unwirksam mache und so zur Ruhe führe, durch das Verhalten der panachierten Zweige zu führen. Diese haben wegen des Mangels an Chlorophyll wenig Reservestoffe, lassen sich sehr viel leichter treiben als grüne Zweige und gehen auch im Herbst später in den Ruhezustand als diese. Im Herbst in Wasser gestellt, treiben die rein weißen Triebe von Acer Negundo schon nach wenig Tagen, die grünen nicht. Wenn wirklich der einzige Unterschied zwischen den weißen und grünen Zweigen der Gehalt an Reserven wäre, dann käme solchen Erfahrungen wirklich die Bedeutung eines Beweises für Klebs zu — aber auch ohne den sind sie zweifellos von großem Interesse.

2) Frühtreiben. Kann eine Knospe durch die eben besprochenen Mittel unmittelbar vor oder nach Abschluß ihres Wachstums zu erneuter Tätigkeit angeregt werden, so helfen die gleichen Eingriffe später im Jahr nichts mehr; wohl aber können andere, nicht näher definierte Umstände (namentlich wohl sommerliche Trockenheit) zu einem zweiten Trieb im Herbst führen. Im allgemeinen aber wird die im Sommer beginnende Ruhe immer fester, die Knospe ist aus dem Stadium der Vorruhe in das der Hauptruhe eingetreten und ganz allmählich geht diese „von selbst" in das Stadium der Nachruhe über. Diese ist oft gebunden an eine gewisse Kälteeinwirkung, so daß Linden, die den Winter über ins Warmhaus gebracht waren, ein ganzes Jahr am Austreiben verhindert wurden[201]).

Im Stadium der Nachruhe befindet sich die Knospe normalerweise im Frühjahr, und jetzt bedarf es nur eines geringen Anstoßes, vor allem einer Erhöhung der Temperatur, um Treiben zu erzielen. Diese Wirkung der Temperatur macht sich aber gewöhnlich schon im Dezember geltend; die Nachruhe wird also zu dieser Jahreszeit schon erreicht. Oft genügt es, abgeschnittene Zweige in die Nähe des Ofens in Wasser zu stellen, um ein Treiben der Knospen zu erzielen. Je mehr gegen das Frühjahr zu, desto sicherer der Erfolg. Dieselbe Behandlung führt aber auf dem Höhepunkt der Ruhe, etwa im Oktober oder November, durchaus nicht zum Ziel; um diese Zeit der Mittelruhe ist also überhaupt kein Treiben möglich. Dagegen läßt sich die Nachruhe oft sehr stark abkürzen durch eine Menge von Stimulantien. Zuerst gelang dies Johannsen durch Einwirkung einer Aetherisierung, später sind von vielen Autoren zahlreiche Methoden[202]) ausgearbeitet worden, dieses Ziel auf andere Weise zu

---

200) Lakon 1917 Ber. Bot. Ges. **35** 648.

201) Weber 1916 Sitzber. Wien. Akad. **125** i.

202) Aether: Johannsen 1900 Aetherverfahren beim Frühtreiben. Jena. Azetylen: Weber 1916 Sitzber. Wien. Akad. **125** I 189. Cyankalium: Weber 1918 Sitzber. Wien. Akad. **127** I 57. Wasserstoffsuperoxyd: Weber 1916 Sitzber. Akad. d. Wiss. **125** I 311. Tabakrauch: Molisch 1911 Sitzber. Wien. Akad. **120** I 3. Rauch: Molisch 1916 Sitzber. Wien. Akad. **125** I 141. Verwundung: Jost 1893 Bot. Ztg. **51** 100. Jesenko, Weber s. Wasserinjektion. Quetschung: Weber 1922 Ber. Bot. Ges. **40** 148. Wasserinjektion: Jesenko 1911 Ber. Bot. Ges. **29** 273. Weber 1911 Sitzber. Wien. Akad. **120** 179. Radium: Molisch 1912 Sitzber. Wien. Akad. **121** I 121. Röntgenstrahlen: Weber 1922 Bioch. Zeitschr. **128** 495. Frost: Howard 1906 Diss. Halle. Müller-Thurgau u. Schneider-Orelli 1910 Flora **101** 309; 1912 ebenda **104** 387. Warmbad: Molisch 1909 Das Warmbad. Jena. Iraklianow 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 515. Nährsalze: Lakon

erreichen. So hat man Azetylen, Wasserstoffsuperoxyd, Tabakrauch, Verwundung, Wasserinjektion, Radium, Frost, Wärme, (Warmbad) Nährsalze, Trockenheit, Verdunklung, Beleuchtung mit Erfolg zum Frühtreiben benützt.

Von ganz besonderem Interesse ist es nun, daß es KLEBS[203]) gelungen ist, gerade den Baum, der bisher am hartnäckigsten jedem Treibversuch im Winter widerstand, nämlich die Buche, durch kontinuierliche Beleuchtung mit elektrischem Licht jederzeit zu treiben und ihre Blattbildung während einer viel längeren Zeit, als sie in der Natur erfolgt, zu erzwingen, wenn auch von einer ununterbrochenen Blattproduktion nicht die Rede sein kann. Auf Grund seiner Versuche nimmt KLEBS an, daß bei der Buche im Winter die Ruheperiode durch eine zu geringe Lichtmenge bei genügender Menge von Kohlehydraten und Nährsalzen bedingt sei; im Sommer aber durch den raschen Verbrauch der vorhandenen Nährsalze und späterhin durch das Ueberwiegen der Assimilate über die Nährsalze. Nun hat aber WEBER[204]) gezeigt, daß man auch bei der niederen Lichtintensität des Winters die Buche treiben kann, wenn man sie mit Azetylen behandelt. Damit wird klar, daß dem Licht in den Versuchen von KLEBS' nicht die Bedeutung eines unentbehrlichen Faktors zukommt, sondern lediglich eines Reizes, der sich vielleicht in keiner Weise von dem Reiz des Azetylens unterscheidet. Auch andere Erfahrungen[205]) hatten schon ergeben, daß auch ohne Licht ein Treiben von Buchenknospen möglich ist. Damit wird deutlich, daß man nicht, wie KLEBS wohl gerne möchte, zwei Gruppen von Treibmitteln scheiden kann: 1) die natürlichen, die wie Temperatur, Licht, Nährsalze in der Natur die Ruhe aufheben, und 2) die künstlichen, d. h. die Gifte usw., die irgendeine „Reizwirkung" entfalten. Man kann vielmehr den „natürlichen" Reiz Licht vollkommen durch den „künstlichen" Azetylen ersetzen. Es ist also durchaus nicht bewiesen, daß wirklich der Lichtmangel im Winter das Verharren in der Ruheperiode bei günstiger Temperatur bedingt. Dies wäre auch deshalb sehr unwahrscheinlich, weil das von KLEBS verwandte Licht hinter hellem Tageslicht zurückstand; reichte es doch nicht einmal aus, um die Atmung durch die CO_2-Assimilation zu kompensieren.

Wahrscheinlich greifen alle Treibmittel in ähnlicher Weise irgendwie in den Stoffwechsel ein und führen so die Wandlungen herbei, die normalerweise schließlich „von selbst" erfolgen; welcher Art diese Wandlungen aber sind, wissen wir nicht. Ein von FR. WEBER[206]) kürzlich geäußerter Gedanke, daß allen Treibmitteln gemeinsam eine gewisse Schädigung sei, und eine Folge dieser das

---

1912 Zeitschr. f. Bot. 4 561; vgl. dazu KÜHN 1916 Jahrb. wiss. Bot. 57 1. WEBER 1916 s. Wasserstoffsuperoxyd. Trockenheit: HOWARD 1906 Diss. Halle. Verdunklung: JOST s. Verwundung. Beleuchtung: KLEBS 1914 Abhandl. Heidelb. Akad. Gifte: JESENKO 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 81. HOWARD 1906 Diss. Halle. Entblätterung: JESENKO 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 226. Austrocknung: HOWARD 1906 Diss. Halle. Elektrische Ströme: BOS 1907 Biol. Cbl. **27** 673. Zusammenfassung: WITTMACK 1918 Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin.

203) KLEBS 1914 Abh. Heidelb. Akad.

204) WEBER 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 7.

205) JOST 1894 Ber. Bot. Ges. **12** 188.

206) WEBER 1922 Ber. Bot. Ges. **40**.

Auftreten von Nekrohormonen, die zur Teilung anregen, verdient nähere Begründung. MÜLLER-THURGAU[207]) sucht offenbar in der Steigerung der Atmung das wirkende Agens solcher Treibmittel. Wie S. 203 ausgeführt wurde, hat G. KLEBS[208]) das Eintreten der Ruhe auf einen Ueberschuß von Assimilaten und gleichzeitigen Mangel von Nährsalzen zurückgeführt. Dadurch sollen die Enzyme inaktiv werden. Umgekehrt muß KLEBS dann die Ursache für das Aufhören der Ruhe in der Aktivierung der Enzyme suchen. Alle die Mittel, die man jetzt zur Kürzung der Ruheperiode benutzt, hohe Temperatur, Feuchtigkeit, Aetherisierung, Entblätterung usw., sollen dementsprechend dadurch, daß sie die Fermente aktivieren, von Bedeutung sein. — Es wäre zu wünschen, daß diese gewiß anregende Theorie, die sich an Vorstellungen von SACHS anlehnt, durch kritische Versuche geprüft würde. Es will uns scheinen, als ob die vorliegenden Tatsachen nicht ausreichten, um eine Entscheidung der Frage herbeizuführen. Stellen wir uns einmal auf den Boden der KLEBSschen Erklärungsversuche, und nehmen wir an, es sei bewiesen, daß eine Knospe wirklich durch das Mißverhältnis zwischen anorganischer und organischer Nahrung zur Ruhe gezwungen sei. Dann fehlt uns der Nachweis, daß das Defizit der Nährsalze wirklich durch die Außenwelt bedingt ist. Es kann doch auch dadurch bedingt sein, daß eine Pflanze durch ihre Gene veranlaßt wird, die vorhandene Nährsalzmenge rasch zu konsumieren. Es würde also die betreffende Knospe sehr gut dauernd wachsen können, wenn sie Blätter nur in dem Maße entfaltete, wie die Nährsalze nachströmen. Also nicht die Menge der im Boden gegebenen Stoffmenge, sondern die Größe des Verbrauches wäre die Ursache der Ruhe. Die Eigentümlichkeit mancher Pflanzen, viele Blätter gleichzeitig zu entfalten, während andere unter gleichen Umständen Blatt um Blatt produzieren, scheint uns unbedingt ein Ausfluß ihrer „spezifischen Struktur“ zu sein. Mit dieser Auffassung steht auch nicht im Widerspruch, wenn es gelingt, durch Eingriffe irgendwelcher Art, also durch neue Reize, die bestehende Ruhe aufzuheben oder ihren Eintritt zu verhindern. Jedenfalls aber ist es durchaus nicht erlaubt, aus dem Erfolg einer Nährsalzzufuhr zu schließen, daß gerade durch Fehlen von Nährsalzen die Ruhe bedingt sei, denn sonst müßte es auch erlaubt sein, aus anderen Versuchen zu schließen, daß ein Mangel an Aether oder eine zu niedrige Temperatur Ursache der Wachstumseinstellung sei.

Ein Beweis für die Hypothese, daß die Treibmittel allgemein die Enzyme aktivieren, ist zurzeit nicht erbracht, ja JOHANNSEN[214]) betont, daß chemische Untersuchungen keinen Unterschied im Enzymgehalt zwischen ruhenden und treibenden Knospen ergaben und daß Aether während der ganzen Ruheperiode Zuckerbildung bewirkt, aber durchaus nicht immer ein Treiben!

Andere chemische Aenderungen, die sich im Laufe des Winters in unseren Bäumen vollziehen, sind wohl bekannt und auch schon früher besprochen worden. Wir meinen die Verwandlung von Stärke in Zucker und die Stärkeregeneration im Frühjahr. Daß diese Wandlungen irgend etwas mit der Periodizität des Knospenlebens

207) MÜLLER-THURGAU u. SCHNEIDER-OBELLI 1910 Flora **101** 309; 1912 **104** 387.

208) KLEBS 1911 u. ff. s. Anm. 187.

zu tun haben, ist klar. Jedenfalls ist auffallend, daß man erst zur Zeit des Stärkeminimums mit Erfolg treiben kann.

Schon diese Lösung der Stärke im Winter, auf die späterhin eine Wiederbildung folgt, zeigt uns auf das deutlichste, daß die „Ruhe“ des Baumes nur eine äußere ist. Andere Erfahrungen lehren das gleiche. Zunächst läßt sich einmal zeigen, daß die Atmung in relativ hoher Intensität auch im Winter unterhalten wird bzw. eintritt, wenn die Temperatur genügend hoch ist[209]). Außerdem lassen sich aber auch namentlich durch Verwundung Wachstumsvorgänge zur Ruhezeit erzwingen[210]), so Korkbildung, Callusbildung, Wurzelwachstum und sogar Knospenwachstum. Die mehrjährigen, schlafenden Knospen lassen sich nämlich im Gegensatz zu den einjährigen, vielfach im Herbst zur Entfaltung bringen, sie widerstehen dem künstlichen Treiben nicht so stark wie diese. Aber auch unter völlig natürlichen Verhältnissen sind die Knospen — und zwar gerade die Hauptknospen — während des Winters im Wachstum begriffen, wie Askenasy[211]) für die Kirsche bewiesen hat. Dieses Wachstum ist aber ein embryonales, und wir wissen nicht, warum es sich zu gewisser Zeit leicht, zu anderer gar nicht in Streckungswachstum überführen läßt. So unklar uns demnach die Entwicklungsunfähigkeit der Hauptknospen rein physiologisch erscheint, so einleuchtend ist ihre biologische Bedeutung. Der Baum wird durch diese starke Befestigung der Ruheperiode unabhängig von kleinen Witterungsschwankungen im Winter und wird vor einem vorzeitigen Austreiben bewahrt.

Blicken wir zurück, so müssen wir sagen, daß auch heute noch alle Tatsachen sich der von Simon[212]) ausgesprochenen Ansicht unterordnen lassen, wonach es erbliche Eigentümlichkeit mancher Bäume ist, nach der Produktion einer gewissen Anzahl von Blättern eine Ruheperiode einzuschalten, daß aber der Zeitpunkt dieser Ruhe keineswegs streng fixiert erscheint, vielmehr weitgehend von äußeren und inneren Faktoren beeinflußt wird. Die Ruheperiode kann auf einem Erbfaktor beruhen, es können aber auch innere Bedingungen im Sinne Klebs' maßgebend sein. Gerade weil wir diese Alternative so wenig sicher entscheiden können, wurde früher (S. 109) auf die Zergliederung der endonomen Faktoren verzichtet. Hier sei noch darauf hingewiesen, daß auch bei anderen Lebenserscheinungen, z. B. beim Schlaf der Tiere, ganz außerordentlich schwer zu sagen sein wird, ob die Periodizität eine ektonome oder eine endonome und im letzteren Fall, ob sie aus inneren Bedingungen oder aus der „spezifischen Struktur“ entspringt.

Mag nun die Periodizität zu deuten sein wie sie will, jedenfalls hat sie sich in Ländern, in denen nicht das ganze Jahr hindurch Pflanzenwachstum möglich ist, mit der Periodizität der Jahreszeiten in Beziehung gesetzt. Die periodischen Erscheinungen der Pflanzen können aber durch Akkommodation an eine andere Verteilung der Jahreszeiten verlegt werden, wenn auch nicht bei allen Pflanzen gleich leicht und gut. Insbesondere dürfte die Verlegung des Treibens auf eine andere Jahreszeit dann am leichtesten gelingen, wenn man durch Eisbehandlung eine Entwicklungsverspätung herbeiführt,

209) Simon 1906 Jahrb. wiss. Bot. **43** 1.
210) Jost 1893 Bot. Ztg. **51** 89. Simon 1906 zit. in 215.
211) Askenasy 1877 Bot. Ztg. **35** 793.
212) Simon s. Anm. 192.

wie das im großen mit Flieder oder Maiblümchen geschieht[213]. Gelangen aber die Pflanzen unseres Klimas in Tropengebiete, die dauernd günstige Wachstumsbedingungen bieten, so bleibt eine Periodizität erhalten; diese hat aber keine Beziehung mehr zur Außenwelt. Magnolia yulan wies z. B. nach SCHIMPER[214]) im Dezember und Januar im Berggarten Tjibodas bei Buitenzorg folgendes Bild auf: „einzelne entlaubte Zweige mit Blatt- und teilweise Blütenknospen; andere mit jungen Blättern und offenen Blüten; andere mit ausgewachsenen lederartig steifen Blättern und vertrockneten Blüten; andere mit einzelnen herbstlich verfärbten, bei Berührung leicht abfallenden Blättern."

Jahresringe. Der äußeren „Metamorphose" des Sprosses parallel verläuft in den Stämmen und Wurzeln eine andere „Metamorphose", deren Sitz nicht der apikale Vegetationspunkt, sondern der interkalare „Vegetationspunkt", das Cambium ist. Wie bekannt, produziert dieses Cambium im Frühjahr andere Holzelemente als im Hochsommer. Man unterscheidet demnach Frühjahrs- und Herbstholz[215]). Das Frühjahrsholz geht meist allmählich in das Herbstholz über; dagegen ist der Uebergang vom Herbstholz zum Frühjahrsholz ein plötzlicher, und deshalb heben sich die verschiedenen Jahresringe, d. h. die einzelnen Jahreszuwachse, oft schon mit bloßem Auge sichtbar voneinander ab. Die Differenz zwischen Frühjahrs- und Herbstholz liegt in den einfachsten Fällen, bei den Coniferen, nur darin, daß im Laufe des Sommers der radiale Durchmesser der Tracheïden sich verkürzt und die Wand sich verdickt. Diese einfache Sachlage hat nun schon lange dazu herausgefordert, eine Erklärung der Jahresringbildung zu geben. Bald sollten rein mechanische Faktoren, wie der Druck der Rinde, bald Ernährungseinflüsse die gesuchte Ursache abgeben. Eine wesentliche Beteiligung des Rindendruckes an der Jahresringbildung erscheint heute ausgeschlossen, dagegen ist nicht zu leugnen, daß durch verschiedene Ernährung Zellen verschieden ausfallen können; solange wir aber über diese Ernährungserfolge keine experimentellen Daten an einfacheren Objekten gewonnen haben, werden Deutungen beim sekundären Dickenwachstum immer unsicher bleiben. Sie versagen außerdem vollkommen, wenn wir den Jahresring der Dikotylen ins Auge fassen, wo neben den quantitativen Differenzen auch qualitative Unterschiede zwischen Herbst- und Frühjahrsholz vorkommen, so z. B. ein reichlicheres oder ausschließliches Auftreten von großen Gefäßen im Frühjahr. Für solche spezifische Bildungen würde aber ein Plus oder Minus an Ernährung uns kein Verständnis bringen und so hat sich an dieses eigentliche Problem der Jahresringbildung noch keine Theorie mit Erfolg gewagt. So wie aber bei der jährlichen Rhythmik im Längenwachstum unter Umständen, gegen die Regel, ein zweiter Trieb im Jahre zur Beobachtung kommt oder experimentell erzielt werden kann, so ist es auch beim Dickenwachstum: bei den im Herbst zum zweitenmal treibenden Roßkastanien z. B. läßt sich ein deutlicher zweiter Jahresring nachweisen. Wenn freilich der

---

213) Vgl. z. B. Gartenflora **47** 608.

214) SCHIMPER 1898 zit. in 190.

215) WIELER 1891 Illg. Forst- u. Jagd-Zeitung (Märzheft); 1892 Tharandter Forstl. Jahrb. **42** 72; 1897 ebenda **47** 172. JOST 1891 Bot. Ztg. **49** 485; 1893 ebenda **51** 89. URSPRUNG 1904 Bot. Ztg. **62** 189. SPÄTH zit. Anm. 193.

zweite Trieb einsetzt, noch ehe eine Herbstholzbildung eingetreten war, dann wird man keinen zweiten Jahresring erwarten (Eiche; Johannistrieb). Die „Beziehungen", die nach dem Mitgeteilten zwischen Jahresring und Jahrestrieb bestehen, brauchen aber nicht, wie früher vermutet wurde[216]), „Korrelationen" zu sein, derart, daß die Blattbildung direkt auf Frühjahrsholzbildung hinarbeitet; es können auch beide Erscheinungen auf gemeinsamen Ursachen beruhen, Ursachen, die bewirken, daß nach einer gewissen Ruheperiode ein neuer Trieb mit Laubblättern, eine neue Holzzone mit weiten Gefäßen beginnt. Zweckmäßig ist jedenfalls dieses Zusammentreffen, denn mit dem neuen Laub tritt erhöhte Transpiration ein, zu deren Deckung weitere Wasserbahnen nötig sind. — Ueber Jahresringbildung bei tropischen Bäumen[217]) ist noch immer wenig bekannt. In der Umgebung von Buitenzorg kommen wohl „Zonen" im Holz vor, aber keine echten Jahresringe. Bei Tectona grandis hat Geiger gezeigt, daß sie im allgemeinen im Osten Javas, wo eine Klimaperiodizität herrscht, deutlichere Ringe ausbildet als im Westen, wo diese Periodizität des Klimas fehlt. Zahlreiche Ausnahmen von dieser Regel machen aber eine Erklärung der Ringbildung sehr schwierig.

Auch im Laufe des Jahres können Zonen auftreten, und zwar auch bei einjährigen Pflanzen. Küster[218]), der sich näher mit ihnen beschäftigt hat, kommt zu dem Resultat, daß sie „inneren" Ursachen entspringen, ohne erblich fixiert zu sein.

Andere Vorkommnisse von Periodizität.

Stauden[219]). Auch unter den Stauden findet sich vielfach eine ausgesprochene Periodizität. Manche stimmen in bezug auf die Entwicklung ihrer Laubtriebe mit den Bäumen überein. Eine Sonderstellung aber nehmen unsere Frühjahrspflanzen ein, bei denen anscheinend die Ruheperiode in die trockene Jahreszeit, den eigentlichen Sommer, verlegt ist. Der Beginn der neuen Wachstumsperiode fällt bei diesen Pflanzen allgemein in den Herbst und äußert sich zunächst in der Entwicklung neuer Wurzeln; auch die Knospen fangen schon im Oktober und November an zu treiben, gelangen aber freilich noch nicht über den Boden. Durch die Winterkälte wird dann die Weiterentwicklung verzögert, wohl auch zeitweise ganz sistiert; diese Ruhe ist aber eine aufgezwungene, und durch Anwendung höherer Temperatur lassen sich alle diese Pflanzen im Winter leicht „treiben". In der freien Natur erfolgt die definitive Ausbildung der Blüten und Laubsprosse im ersten Frühjahr, je nach Spezies im Februar bis Mai; frühzeitig im Sommer erfolgt aber auch das Abdürren der Blätter, so daß im Hochsommer die Pflanze auf ihre unterirdischen Teile beschränkt ist.

Bei genauerer Betrachtung sind nun aber die Unterschiede, die zwischen den Frühjahrsstauden und den Bäumen bestehen, keine sehr

216) Jost 1891 Bot. Ztg. **49** 485.

217) Ursprung 1907 Bot. Ztg. **62** 189. Geiger 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 521. Autevs 1917 Progr. rei bot. **5** 285. Link 1915 Verh. natur. Vereins Heidelberg N. F. **13** 355.

218) Küster 1918 Flora **111** 621.

219) Klebs 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. 1911 Sitzber. Heidelb. Akad. Müller-Thurgau 1912 Flora **104** 387.

tiefgreifenden. Die Sommerruhe der ersteren läßt sich ohne weiteres mit dem Mangel der Blattentfaltung im Sommer bei allen stoßweise entfaltenden Bäumen vergleichen; es sterben freilich die Laubblätter der Stauden viel früher ab, als bei den Bäumen, aber es kann kaum bezweifelt werden, daß embryonales Wachstum an den unterirdischen Teilen den ganzen Sommer über weiter geht. Und der frühe Beginn eines verstärkten Knospenwachstums im Herbst ist auch nicht so auffallend, seitdem man durch ASKENASY[220]) weiß, daß auch die Knospen der Bäume im Winter nicht in der Entwicklung still stehen. Der Charakter der Frühjahrspflanzen liegt also nur darin, daß sie ihre Perioden etwas vorgerückt haben, und daß ihr Laub sehr kurzlebig ist.

Im übrigen findet man bei ihnen zu gewissen Zeiten denselben Widerstand gegen künstliches Treiben wie bei den Bäumen. Tulpe und Hyazinthe können deshalb nicht vor Dezember zur Blüte gebracht werden; viele Kartoffelsorten lassen sich im Herbst nicht

Fig. 78. Treibversuch mit Maiblumen. 19 Tage nach Beginn aufgenommen. Links ohne, rechts mit Warmbad. Nach MÜLLER-THURGAU und SCHNEIDER-ORELLI.

treiben. Auch hier kann man aber eine frühe Entwicklung erzwingen, wenn man das betreffende Organ gar nicht erst zur Ruhe kommen läßt. So hat SCHMID[221]) bei der Kartoffel, KLEBS[222]) bei der Hyazinthe und noch bei zahlreichen Knollenpflanzen Erfolge erzielt.

Auch kann man die bei Bäumen besprochenen Treibmittel verwenden. So werden Kartoffeln[223]) durch starke Abkühlung treib-

220) ASKENASY s. 211.
221) SCHMID 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 76.
222) KLEBS 1903 u. 1911 s. Anm. 219.
223) MÜLLER-THURGAU 1882 Landw. Jahrb.

fähig, und für das Maiblümchen hat MÜLLER-THURGAU[224]) den Erfolg einer Warmbadbehandlung studiert. Wenn eine Vorerwärmung auf 38° im Juli ohne Erfolg blieb, weil da noch keine Ruhe eingetreten war, im August, weil Vollruhe herrschte, so machte sich eine 8-stündige Vorerwärmung am 10. Oktober schon sehr deutlich bemerkbar, denn schon 4 Tage nach Behandlung begann das Treiben, und nach 19 Tagen war es so weit vorgeschritten, wie Fig. 78 das zeigt.

Wurzeln[225]). Bei den bestehenden Schwierigkeiten der Untersuchung ist es begreiflich, daß die Frage nach der Periodizität des Wurzelwachstums noch wenig gelöst ist, und daß die Autoren in ihren Beobachtungen zu voller Uebereinstimmung nicht gelangt sind. So viel aber steht fest: viele Wurzeln beginnen schon im März mit dem Wachstum und setzen es bis in den November fort; im Hochsommer mag es dabei vielfach zu einer starken Retardation, aber kaum zu einer völligen Unterdrückung des Wachstums kommen. Experimentelle Untersuchungen, insbesondere über den Einfluß der Außenbedingungen (Wärme, Feuchtigkeit), fehlen noch völlig, wären aber zur Beurteilung der Periodizität der Wurzel durchaus nötig. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist diese sehr viel mehr als die der Knospen von äußeren Faktoren abhängig.

Von Interesse ist die Feststellung[226]), daß durch den Wachstumszustand der Wurzel die Periodizität in der Knospe nicht beeinflußt wird.

Unerklärliche periodische Erscheinungen. Zum Schluß noch zwei ganz heterogene Erscheinungen, die nur das eine gemeinsam haben, daß sie völlig unverständlich sind!

1. SPERLICH[227]) hat gefunden, daß die Samen von Alectorolophus hirsutus nicht alle im gleichen Jahre keimen, was ja auch bei vielen anderen Pflanzen zutrifft (Keimverzug; vgl. S. 130). Das Auffallende ist nun aber, daß alle Keimungen zu ganz bestimmter Jahreszeit erfolgen, auch dann, wenn die Keimungsbedingungen das ganze Jahr hindurch günstig gehalten werden. Keimt also ein Same dieses Jahr nicht, so bleibt er 8 Monate unverändert liegen und keimt dann, ohne daß irgendwelche Veränderungen in der Umgebung erfolgt sind. Wie ein solcher Same zur Kenntnis des „Kalenderstandes" kommt, bleibt aufzuklären.

2. Dendrobium crumenatum, eine tropische Orchidee, blüht in Indien in allen Exemplaren annähernd am gleichen Tage. Die Ursache ist noch unbekannt[228]).

11. Alter und Tod.

Vielfach findet die Entwicklung ihren Abschluß durch den Tod. Gewisse Pflanzen sind freilich theoretisch unsterblich, d. h. sie

224) MÜLLER-THURGAU u. SCHNEIDER-ORELLI 1912 Flora **104** 387.

225) RESA 1877 Periode d. Wurzelbildung. Diss. Bonn. WIELER 1893 COHNS Beitr. z. Biologie **6** 1. BÜSGEN 1901 Allg. Forst- u. Jagdztung (Augustheft). HÄMMERLE 1901 FÜNFSTÜCKS Beitr. z. wiss. Bot. **4** 149. A. ENGLER 1903 Ref. i. Bot. Ztg. **61** II 377. KRÖMER Ber. d. Lehranstalt Geisenheim 1903 u. f. MAC DOUGAL (1916 Amer. Journ. Bot. **3** 384), Bot. Cbl. **134** 370. PLAUT Festschr. Hohenheim S. 129. MOLISCH (1917 Sitzber. Wien. Akad.), Bot. Cbl. **134** 356.

226) WEBER 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 152.

227) SPERLICH 1919 Sitzber. Akad. Wien, math.-nat. Kl. I **128** 477.

228) RUTGERS u. WENT 1915 Ann. jard. Buitenzorg (2) **14** 129.

sterben nur durch rein äußere ungünstige Einflüsse. Das ist der Fall, wenn alle Zellen einer Pflanze andauernd den embryonalen Charakter beibehalten, wenn eine Differenzierung in Meristem und Dauergewebe, oder wie man auch sagen kann: in embryonale und somatische Zellen fehlt. Es wurde schon erwähnt, daß Eudorina von HARTMANN[229]) durch 1300 Generationen gezüchtet wurde, wobei während 5 Jahren alle Zellen andauernd wuchsen und sich teilten. Hier besteht kein Zweifel, daß diese Entwicklung unbegrenzt weitergehen kann. Mit der Ausbildung jener Differenzierung, mit dem Auftreten des „Soma" ändert sich die Sache. Nur die embryonalen Zellen bleiben unter Erhaltung ihrer Wachstums- und Teilungsfähigkeit dauernd am Leben, während die somatischen früher oder später dem Tod verfallen. Während nun zwischen den niederen Pflanzen und den niederen Tieren, soweit sie nur aus embryonalen Zellen bestehen, kein Unterschied existiert, ist das bei den höheren Vertretern der beiden Reiche anders. Bei den Tieren ist nach Abschluß der Entwicklung ein Zustand erreicht, in dem fast der ganze Körper ausgewachsen ist und im wesentlichen nur die Geschlechtszellen den embryonalen Zustand beibehalten. Bei den Pflanzen aber sind nur einzelne Teile, wie z. B. die Blätter, ausgewachsen, während die Vegetationspunkte für dauernden Zuwachs, zum mindesten in die Länge, oft auch in die Dicke sorgen. Die Tiere sind „geschlossene", die Pflanzen „offene" Formen[230]). Wenn nun auch der Vegetationspunkt theoretisch unbegrenzt tätig und am Leben bleiben kann, so sehen wir in der Natur schließlich jede Pflanze einmal absterben, nachdem zuvor ein Nachlassen ihrer Wachstumsgeschwindigkeit zu beobachten war.

Schauen wir uns um, welche Verschiedenheiten in bezug auf die Lebensdauer besteht, so zeigt sich, daß diese zunächst spezifisch verschieden ist, aber auch von äußeren Faktoren stark abhängt. Es gibt Pflanzen, wie Stellaria media, Senecio vulgaris, die in wenigen Monaten ihre ganze Entwicklung von der Samenkeimung bis zur Samenreife durchlaufen, bei denen auch jeder Same sofort keimen kann, so daß mehrere Generationen in einem Kalenderjahr ohne Ruhe und unbekümmert um die Jahreszeit auftreten. Mit der Ausbildung einer gewissen Anzahl von Samen stirbt die Pflanze ab; die Samen sorgen aber für die Forterhaltung ihres Typus. Aehnlich, aber doch mehr an die Jahreszeiten gebunden, sind zahlreiche „einjährige Pflanzen", und es schließen sich andere einmal fruchtende (monokarpische) Pflanzen an, bei denen der Ausbildung der Samen ein zwei- bis vieljähriges Stadium rein vegetativer Entfaltung mit oder ohne eingeschobene Ruhezeiten vorausgeht. In einem gewissen Gegensatz zu ihnen stehen die Pflanzen, deren Prototyp unsere Bäume sind, die mehrfach fruchten, bei denen der Fortbestand des einzelnen Exemplars nicht mit der Samenbildung erlischt. Bei allen mehrjährigen Typen tritt nun eine Erscheinung zutage, die wir nur für die Bäume besprechen wollen. Ein Baum ist anfangs ein Pflänzchen von viel geringerer Wachstumsbefähigung, als manche Annuelle sie aufweisen; er „erstarkt" aber allmählich, und sein Längenwachstum, sein Dickenwachstum, selbst die Elementarorgane seines Holzkörpers nehmen immer mehr an Größe zu, bis ein Maximum

229) HARTMANN s. Anm. 108.
230) DRIESCH 1921 Philosophie des Organischen. 2. Aufl. S. 40. Leipzig.

erreicht ist. Und mit derselben Regelmäßigkeit erfolgt dann der „absteigende“ Ast der Kurve, die schließlich mit dem Tode endigt, nachdem der Baum viele Jahre lang durch Samenbildung für das Fortbestehen seiner Art gesorgt hat. Aber lange bevor das ganze Exemplar zugrunde geht, sind ihm schon einzelne Teile im Tode vorausgegangen. So werden die Blätter abgestoßen, nachdem sie ein oder mehrere Jahre funktioniert haben. So wie die Blätter, so werden manchmal auch ganze Aeste abgeworfen, in anderen Fällen freilich gehen sie ohne Abstoßung zugrunde und zerfallen allmählich am Ort ihrer Entstehung. Aber auch alle älteren Gewebe des Stammes gehen dem Tod entgegen; die peripherischen werden in Borke verwandelt, fallen ab oder bilden eine schützende Hülle für die übrigen Teile; im Zentrum geht das Holz in Kernholz über, wobei die letzten lebenden Elemente absterben. Nur die Vegetationspunkte, die apikalen und die interkalaren, sowie ihre jüngsten Derivate sind an einem älteren Baum noch am Leben. Es tritt also auch bei den offenen Formen der Pflanze Alter und Tod ein, und es frägt sich, was sind die Ursachen davon? kann man experimentell etwas ändern?

Zunächst einmal altern und sterben die ausgewachsenen somatischen Teile, vor allem die Blätter: hier tritt der Tod nur ausnahmsweise so ein, daß das Blatt an Ort und Stelle abstirbt und vergilbt; in der Regel wird es durch besondere anatomische Verhältnisse an seiner Basis — Ausbildung einer Trennungsschicht — in turgeszentem Zustand abgeworfen und geht dann erst zugrunde. Bei uns erfolgt die Abstoßung des Laubes vor allem im Herbst, doch sind bei den Bäumen meistens schon vorher im Sommer zahlreiche Blätter abgestoßen worden. Neben sommergrünen Bäumen gibt es aber auch bei uns „immergrüne“, die das Laub mehrere Jahre behalten und es meist allmählich abwerfen, so daß der Laubfall äußerlich bei ihnen nicht so hervortritt wie bei den sommergrünen. Die Tropenbäume, die namentlich Volkens[231]) eingehend studiert hat, sind ihrer großen Mehrzahl nach immergrün. Sie werfen entweder das ganze Jahr hindurch immerzu einzelne Blätter ab, oder das Werfen erfolgt periodisch. Besonders häufig findet sich dann der Fall, daß ungefähr zur Zeit der Entwicklung eines neuen Triebes der vorletzte fällt, so daß also jederzeit zwei Schübe von Blättern gleichzeitig vorhanden sind. Es können aber auch drei oder viele Schübe gleichzeitig vorhanden sein, und in solchen Fällen kommt es dann gelegentlich (anscheinend periodisch) zu einer „Generalreinigung“, bei der nur der jüngste Schub übrig bleibt. Bei manchen Tropenbäumen ist aber das Blattwerfen ein totales, so daß der Baum dann völlig kahl steht. Es erfolgt oft im Verlauf ganz weniger Tage; bei einem Exemplar von Ficus variegata z. B. in 4 Tagen, bei anderen Individuen in 10—18 Tagen. Andere Spezies brauchen von der ersten Verfärbung des Laubes bis zur Abstoßung Wochen oder gar Monate: 2 Monate Nyssa sessiliflora u. a., 3 bis 9 Monate Sindora sumatrana. Dabei ergeben sich bei längerer Dauer des Laubfalles oft große Differenzen zwischen den einzelnen Aesten.

Europäische Bäume, in ein Tropenklima verpflanzt, können dort immergrün werden. Dies trifft nach Bordage[232]) für den Pfirsich

231) Volkens 1912 Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Berlin.
232) Bordage zit. bei Kniep 1915 Naturwissenschaften.

in Réunion zu, dessen aus Europa stammende Samen Bäume bildeten, die zunächst noch $1^1/_2$ Monate im Jahr kahl standen und nach 20 Jahren nahezu immergrün waren. Die von dieser Pflanze geernteten Samen aber sollen sofort immergrün gewesen sein.

Bei Betrachtung der Ursachen des Blattfalls müßte unterschieden werden zwischen den Vorgängen, die auf die Ausbildung der Trennungsschicht hinwirken, und denen, die die Ablösung in ihr herbeiführen; das ist nicht immer geschehen. Immerhin wissen wir, daß das Alter des Blattes maßgebenden Einfluß auf den Laubfall hat derart, daß die gleichen schädigenden Einflüsse, die beim alten Blatt zu raschem Laubfall führen, an jungen Blättern spurlos vorübergehen. Das „Alter“ aber läßt sich nicht einfach durch die Lebenszeit ausdrücken, vielmehr kann ein Blatt je nach Außeneinflüssen früher oder schneller altern oder fallen[233]). Somit kann man also die Lebensdauer des Blattes ebenso verkürzen wie verlängern. Eine Verkürzung erfolgt z. B. durch ungünstige Verhältnisse aller Art, die irgendwie die normale Tätigkeit des Blattes beeinflussen, z. B. Lichtentzug, Hemmung der Transpiration, Einwirkung von Giften (Laboratoriumsluft). Auch Korrelationseinflüsse machen sich geltend, und dementsprechend besteht das wirksamste Mittel, um die Lebensdauer eines Blattes zu verlängern, darin, daß man es abtrennt vom Sproß, als Steckling sich selbständig machen läßt und dem Einfluß anderer Organe entzieht. Viele Blätter können sich dann nach Bewurzelung jahrelang am Leben erhalten.

Aus diesen Korrelationsbeziehungen wird man schließen, daß irgendwelche chemische Einflüsse in letzter Linie maßgebend für den Tod der somatischen Zellen[234]) sein müssen. Aber wie auch in anderen Fällen wissen wir nicht einmal sicher, ob es sich um Stoffentzug oder Auftreten von Giftstoffen handelt oder um beides. Die ausgesprochenen Hypothesen von der Abnützung des Soma oder von der Giftwirkung [Küster[235])] reichen wohl nicht aus, um alle Fälle restlos zu erklären. Die Hypothese von der Giftwirkung nimmt an, daß fortwährend giftige Stoffwechselprodukte in arbeitenden Zellen entstehen, die bei dauerndem Wachstum, also in embryonalen Zellen, so verdünnt werden, daß sie unschädlich sind, dagegen bei ausgewachsenen auf die Dauer tödlich wirken. Tatsache ist ja, daß in den embryonalen Zellen die Befähigung zum Leben nur dann erhalten bleibt, wenn sie tätig sein, wenn sie wachsen und sich teilen können; zur Untätigkeit verurteilt, sterben alle nach kürzerer oder längerer Zeit ab. Daß in den Samen und ähnlichen Gebilden das untätige Protoplasma lange, aber nicht unbegrenzt entwicklungsfähig bleibt, haben wir schon besprochen; sehr viel schneller aber gehen aktive Vegetationspunkte zugrunde, wenn sie am Wachstum verhindert werden; Wurzelspitzen z. B., die im Gipsverband

233) Dingler 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 17; 1911 Sitzber. Münch. Akad. S. 127 u. 217. Wiesner 1906 Ber. Bot. Ges. 24 32.

234) Wie es scheint, zeigen manche Pilze, z. B. Aspergillus, eine auffallend kurze Lebensdauer von nur 4—5 Tagen bei ihren somatischen Zellen. Wenn auch Sauerstoffmangel und Stoffwechselprodukte das Eintreten des Todes beschleunigen, so soll doch schon rein autonom ein rasches Absterben erfolgen. (Pantanelli 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 303. Köhler 1907 Flora **97** 216.)

235) Küster 1921 Bot. Betrachtungen über Alter und Tod. (Abh. z. theoret. Biologie hrsg. v. Schaxel.) Berlin.

sich befanden, waren in Versuchen PFEFFERS[236]) nach 10 Wochen abgestorben.

Ob aber eine Zelle embryonal bleibt oder wird, hängt von den Beziehungen zum Ganzen und zu den Teilen ab, der Organismus sorgt ebenso für das Erhaltenbleiben gewisser Zellen, wie für das Absterben anderer. Weniger rasch als in Blättern sehen wir im ausgewachenen Stamm den Tod eintreten. Bei Stämmen mit sekundärem Zuwachs ist er nur ein partieller (Mark, Kernholz, Borke), bei Palmen aber z. B. bleiben die somatischen Teile ganz außerordentlich lange am Leben. Das hängt zweifellos damit zusammen, daß sie eine wichtige Funktion auszuüben haben, denn allgemein gehen Sprosse, denen keine Blätter oben ansitzen, die also funktionslos sind, rasch zugrunde. Sie können auch in bestimmten Fällen ähnlich durch Trennungsschichten abgegliedert werden wie die Blätter.

Wie nun auch die Erklärung für den Tod ausgewachsener Organe ausfallen mag, viel auffallender ist es zweifellos, daß auch die Vegetationspunkte ihre Tätigkeit schließlich einstellen und daß so auch die Bäume ein bestimmtes Alter nicht überschreiten. Dieses hängt immer von äußeren Umständen mit ab, ist aber vor allem spezifisch sehr verschieden. Carpinus wird 150, die Buche 300, Sequoia 3—4000 Jahre alt.

Es ist wenig wahrscheinlich, daß der Tod dieser Vegetationspunkte ein notwendiger, unabwendbarer ist. Je größer ein Baum wird, desto mehr Schwierigkeiten ergeben sich für sein weiteres Wachstum. So werden die Beziehungen zwischen Wurzel und Sproß, die Leitung von Wasser nach oben, von Assimilaten nach unten mit zunehmender Höhe immer schwieriger. Es kommen die Wettereinflüsse auf die Krone hinzu; Wunden treten auf und ermöglichen Parasiten das Eindringen, die dann auch die unverletzten Teile stören. Ein im Boden wachsendes Rhizom einer Iris oder eines Polygonatum behält trotz dauernden vegetativen Wachstums immer die gleiche Größe; hier fallen solche Schwierigkeiten weg, und nichts spricht gegen die Annahme, daß der Vegetationspunkt unbegrenzt wachse, wie ja auch der eines Baumes, wenn wir ihn durch fortgesetzte Stecklingsbildung „verjüngen", unbegrenzt wachsen kann. Eine erblich festgelegte Lebensdauer dürfte es also bei den Bäumen nicht geben, und ihre wachsende Substanz, ihr Vegetationspunkt dürfte sich prinzipiell nicht von dem einer Alge unterscheiden.

Wie aber steht es bei den einjährigen und zweijährigen Pflanzen? Gewöhnlich wird angenommen, daß hier die Ausbildung der Samen mit einer solchen Stoffentziehung verknüpft sei, daß dadurch die Vegetationspunkte dem Hungertod erliegen. In der Tat kann man einjährige Pflanzen zu perennierenden machen, wenn man die Samenbildung verhindert. Da vielfach abgetrennte Blüten ebensogut oder besser Samen ansetzen als solche, die in normalem Zusammenhang mit dem Muttersproß stehen, so vermutet KÜSTER, daß der Stoffentzug durch Samenbildung sehr überschätzt werde und daß eher Stoffe, die von den Blüten ausgehen, den Tod der Vegetationsorgane verschulden könnten.

---

236) PFEFFER 1893 Druck u. Arbeitsleistung S. 356 (Abh. K. Ges. Leipzig **20**).

Nur ein Fall ist in der Literatur besprochen, bei dem der Tod auf rein inneren Ursachen beruhen soll. Sperlich fand, daß bei Alectorolophus hirsutus manche Samen spät oder gar nicht keimen, obwohl sie von anderen gut keimenden nicht zu unterscheiden sind. Bei Weiterverfolgung dieser Erscheinung kam er zu dem Resultat, daß die Nachkommen aller spät entwickelten Blüten, sowohl der an der Hauptachse, wie der an den Seitenachsen gebildeten, eine Schwächung zeigen, insofern als sie sich nicht unbegrenzt vermehren können, sondern im Verlaufe weniger Generationen plötzlich ohne sichtbaren Grund, sei es im Samen oder auch mitten in anscheinend guter Entwicklung absterben. Sperlich meint, diese Blüten bzw. die in ihnen entstandenen Samen unterschieden sich genotypisch von den normalen. Er hat aber diese Annahme selbst durch den Nachweis unwahrscheinlich gemacht, daß bei rechtzeitiger Entfernung der älteren Blüten auch die später erscheinenden normale Samen produzieren können; jedoch nur dann, wenn diese Entfernung bei oder vor der Befruchtung erfolgt. Die Erfahrungen Sperlichs gehören jedenfalls zu dem Interessantesten, was uns die letzten Jahre gebracht haben, sie stehen aber doch noch so isoliert da, daß es verfrüht wäre, irgendwelche Schlußfolgerungen aus ihnen zu ziehen.

12. Schluß.

Aus den mitgeteilten Tatsachen ergibt sich, daß die normale Entwicklung der Pflanze keineswegs der unabänderliche Prozeß ist, als der er sich auf den ersten Blick darstellt. Bei vielen Pflanzen gelingt es, diesen Entwicklungsgang sehr weitgehend zu modifizieren. Man wird daraus schließen müssen, daß der normale Entwicklungsgang nur ein Spezialfall von vielen Entwicklungsmöglichkeiten ist, der eben stets dann eintritt, wenn die Bedingungen dazu gegeben sind.

Daß die Bedingungen zur Ausbildung eines Laubblattes andere sein müssen als die für die Entstehung eines Niederblattes, ist einleuchtend, auch wird kaum zu bezweifeln sein, daß die Differenzen zwischen beiden stofflicher Art sein müssen. Im speziellen sind dann zwei verschiedene Hypothesen in dieser Hinsicht aufgestellt worden. Die ältere wird von Sachs, die neuere von Goebel und Klebs vertreten. — Nach Sachs[237]) werden im Laubblatt neben den früher besprochenen Assimilaten auch spezifische „organbildende Stoffe“ erzeugt, die, vom Blatt auswandernd, überall da, wo sie sich in einer gewissen Menge ansammeln, die Entstehung eines bestimmten Organs veranlassen sollen. So entstände also durch „blütenbildende“ Stoffe die Blüte, durch „wurzelbildende“ die Wurzel aus einer ohne solche Beeinflussung sich nicht spezifisch gestaltenden Menge von plastischen Stoffen. Diese Hypothese ist ganz bequem zur Erklärung von Anomalien und Regenerationserscheinungen, und dieser Umstand hat ihr einigen Beifall gebracht. Bei näherer Betrachtung zeigt sich aber, daß sie die Schwierigkeiten nicht hebt, sondern nur an einen anderen Ort verlegt. Frägt man, was diese spezifisch organbildenden Stoffe eigentlich sind, warum sie sich an

237) Sachs 1880/81 Arb. Würzburg **2** 452 u. 689.

bestimmten Orten anhäufen, und wie ihre morphogene Wirkung zustande kommt, so muß auf alle diese Fragen die Antwort lauten: das wissen wir nicht; damit ist dann auch gesagt, daß die Sachssche Hypothese nur eine Umschreibung der Tatsachen darstellt, die zudem nicht einmal richtig sein dürfte[238]). Denn nach unserer Ansicht sind die spezifisch organbildenden Stoffe überhaupt nicht wanderungsfähig, sie bestehen aus dem Protoplasma, das an den Orten bleibt, wo es ist. Wir müssen aber annehmen, daß das Protoplasma jeder jugendlichen Zelle die Fähigkeit hat, die allerverschiedensten Organe aufzubauen. Daß es das eine oder das andere Organ tatsächlich herstellt, dazu bedarf es eines bestimmten Anstoßes, nicht aber erst des „organbildenden" Stoffes.

Auf die Frage nach der Art dieses Anstoßes antworten die Hypothesen von Klebs und Goebel[239]). Beide erblicken in der Qualität und Quantität der einer Anlage zur Verfügung stehenden Nährstoffe die Hauptursache für die Ausgestaltung einer gegebenen Anlage in einer bestimmten Richtung. Es läßt sich nicht leugnen, daß eine derartige Annahme allein schon durch ihre Einfachheit manches Bestechende hat; auch liegen mancherlei Beobachtungen vor, die zu ihrer Stütze beigezogen werden können. Auch kann man ihr einen gewissen Wert als einer heuristischen Hypothese nicht absprechen. Ob sie darüber hinaus eine Bedeutung besitzt, ist freilich noch recht problematisch. In einem Einzelfall, bei Besprechung der Ruheperiode (S. 203), haben wir diese Hypothesen eingehender kritisiert; das dort Gesagte ließe sich entsprechend auch an anderen Stellen vorbringen.

Wenn wir somit an dieser wie an anderen Stellen den Darlegungen von Goebel und Klebs nicht ganz zu folgen vermögen, so soll doch nochmals betont werden, was schon in der Einleitung (S. 1) gesagt wurde, daß durch die experimentellen Arbeiten dieser Forscher die Formwechselphysiologie mächtig gefördert worden ist. Und selbstverständlich liegt es nicht in unserer Absicht, diese Richtung zu bekämpfen. Wir sind nur der Meinung, daß die genannten Autoren manches, was uns äußerst kompliziert erscheint, etwas zu einfach sehen.

---

238) Kritische Bemerkungen über diese Hypothese findet man z. B. bei Voechting 1899 Jahrb. wiss. Bot. **34** 1. Pfeffer Physiologie **2** 234. Klebs 1903 Willkürliche Entwicklungsänderungen. Jena. Vgl. auch Goebel 1905 Flora **95** 411.

239) Goebel Exp. Morphologie S. 16, 17 u. a. a. O. Klebs 1911 Sitzber. Heidelberg. Akad. Abh. 23 und in früheren Arbeiten.

III. Teil.

Ortwechsel.

---

4. Kapitel.

Oeffnungs- und Schleuderbewegungen.

Dem aufmerksamen Beobachter der Pflanzenwelt treten überall Bewegungserscheinungen entgegen, die aber nicht alle in gleicher Weise das Interesse des Physiologen erwecken. Unsere einheimischen Pflanzen werfen größtenteils im Herbst ihre Blätter, ja sogar einzelne einen Teil ihrer Zweige ab, und diese abgegliederten, dem Untergang geweihten Teile werden durch Wind und Wasser oft auf weite Entfernungen verschleppt. Dieselbe Erscheinung finden wir aber auch bei Früchten und Samen, nur mit dem Unterschied, daß die Verbreitung dieser Organe der Pflanze nützlich ist, und daß sie durch besondere Einrichtungen begünstigt wird, nämlich durch Flugorgane zur Verbreitung durch Luftströmungen, Schwimmorgane zur Verbreitung durch Wasserströmungen und endlich Hakorgane zum Transport durch Tiere. Die angedeuteten Bewegungen vollziehen sich aber ohne Aufwand an mechanischer Energie von seiten der Pflanze, rein passiv, und solche passive Bewegungen mögen zwar von biologischen Gesichtspunkten aus äußerst wichtig sein, ins Gebiet der Physiologie gehören sie nicht. Schon mehr physiologisches Interesse können andere passive Bewegungen beanspruchen. So z. B. wenn die Aeste eines Baumes durch ihr eigenes Gewicht abwärts gekrümmt werden, oder wenn umgekehrt die Zweige einer submersen Wasserpflanze durch den Auftrieb nach oben gebogen werden. Auch im Innern der Zelle sehen wir z. B. die Chlorophyllkörner bei Vallisneria durch den Protoplasmastrom in Rotation versetzt, und in anderen Fällen finden wir die Chloroplasten ebenfalls passiv durch das Protoplasma an ganz bestimmte Stellen bewegt. Inhaltskörper der Zelle, die ein größeres spezifisches Gewicht haben als das Protoplasma, wie z. B. manche Stärkekörner und Kristalle, sammeln sich, der Schwere folgend, am unteren Ende der Zelle an (vgl. S. 278). — Wenn wir im folgenden uns in erster Linie an die aktiven Bewegungen halten, so werden wir die passiven doch nicht ganz ausschließen können. Schon deshalb nicht, weil zwischen beiden sich gar keine scharfe Grenze ziehen läßt. Betrachten wir etwa die Aufrichtung eines horizontal gelegten Sprosses, so erfolgt diese durch eine bogenförmige Krümmung in einiger Entfernung von der Spitze. Es ist eine Bewegung, die im höchsten Grade als aktiv bezeichnet zu werden

verdient, denn die Pflanze leistet hier die Arbeit; aber nur an einer bestimmten Stelle, an der Krümmung selbst wird die Arbeit geleistet, das äußerste Ende des Sprosses wird rein passiv gehoben.

Unter den aktiven Bewegungen wollen wir nun zwei Hauptkategorien unterscheiden: 1) die freie Ortsveränderung des Gesamtorganismus, die nur bei niederen Pflanzen auftritt, und 2) die Bewegungen an der höheren, festgewachsenen Pflanze. Diese stehen sich aber nicht unvermittelt gegenüber, denn in den Zellen der höheren Pflanzen bewegt sich das Protoplasma wesentlich in derselben Weise, wie der Gesamtorganismus bei Amöben oder Myxomyceten sich bewegt, und bei manchen Algen und Pilzen tritt es unter Umständen aus der umhüllenden Zellwand heraus und durcheilt eine Zeitlang das Wasser gerade so, wie es die Zellen der Flagellaten zeitlebens tun. Auch sonst werden wir auf eine Fülle von Analogien zwischen den beiden aufgestellten Hauptkategorien von Bewegungserscheinungen stoßen, die uns auf das deutlichste zeigen, daß es sich bei dieser Einteilung nicht um die Konstatierung eines prinzipiellen Unterschieds handelt, sondern nur um eine aus didaktischen Gründen nötige Scheidung.

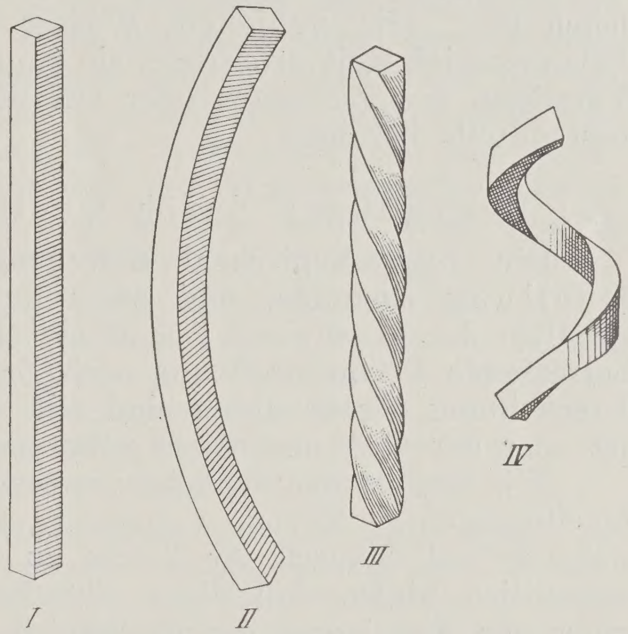


Fig. 79. Vierkantiges Prisma. *I* gerade, *II* gekrümmt, *III* gedreht, *IV* gewunden.

Bewegungen an der festgewachsenen Pflanze haben wir schon bei einer anderen Gelegenheit kennen gelernt. Es liegt in der Tat eine Bewegung vor, wenn die Wurzelspitze oder die Stammspitze durch Wachstumsprozesse vorwärts getrieben wird. Solche geradlinige Bewegungen hat man aber für gewöhnlich nicht im Sinn, wenn man von den Bewegungserscheinungen der Pflanzen spricht, obwohl sie selbstverständlich nicht von ihnen ausgeschlossen werden können. Man denkt zunächst an die Krümmungen, also den Uebergang eines geraden Organs in ein gekrümmtes, oder die Veränderung der Krümmung, wenn das Organ ursprünglich nicht gerade war. Diese Krümmungen wollen wir nun nach ihrer Form und nach ihrer Ursache kennen lernen.

Die Gestaltsveränderungen, die dabei ein Organ erfährt, können wir auf drei Grundformen zurückführen: wir sprechen von Krümmung schlechthin, wenn ein ursprünglich gerades Organ sich so biegt, daß seine Achse in einer Ebene bleibt, von Drehung, wenn die Achse des Organs ihre Richtung beibehält, während ursprünglich gerade Seitenlinien zu Schrauben werden, und endlich von Windung, wenn das ganze Gebilde sich im Raume nach Art einer Schraube deformiert. Unsere Fig. 79 stellt diese Bewegungsformen für ein vierkantiges Prisma, also etwa einen Stengel, dar.

Von diesen Bewegungen durch Gestaltsveränderung, die man

wohl auch Krümmungsbewegungen schlechthin nennt, sollen zuerst solche besprochen werden, die, wie die hygroskopischen Bewegungen, auch an der toten Pflanze erfolgen können, oder wie viele andere Schleuderbewegungen zwar an den lebenden Zustand der Gewebe gebunden sind, aber nicht durch Reize ausgelöst werden. Unser Hauptinteresse aber werden die Reizbewegungen in Anspruch nehmen.

1. Hygroskopische Bewegungen.

Daß die Ursache der Deformation bei solchen Organen in dem Wasserverlust beim Austrocknen liegt, geht daraus hervor, daß sie durch Befeuchtung wieder ihre ursprüngliche Gestalt annehmen, und daß sich durch Wasserzusatz bzw. Wasserentziehung die Bewegung im einen oder im anderen Sinn beliebig oft wiederholen läßt. Die Fähigkeit, Wasser aufzunehmen, ist aber eine im Pflanzenreich weitverbreitete, sie kann entweder auf dem osmotischen Vermögen des Zellsaftes oder auf der Quellungsfähigkeit der Zellbestandteile beruhen.

α) Bewegungen durch Quellung und Schrumpfung.

Die hygroskopischen Bewegungen kommen meistens durch Quellung zustande, und zwar durch Veränderung des Wassergehaltes der Membran, denn sie treten auch dann auf, wenn der betreffende Pflanzenteil nur noch Zellmembranen aufweist. Auf die Erscheinung der Quellung sind wir schon des öfteren gestoßen, hier ist aber der Ort, uns etwas näher mit ihr zu beschäftigen.

Wir fragen also zunächst: worin liegt das Wesen der Quellung? Quellungsfähige Körper vermögen eine Flüssigkeit in sich aufzunehmen und dadurch ihr Volum zu vergrößern; es kommt noch als wesentlich hinzu, daß diese Flüssigkeitseinlagerung eine Veränderung der Konsistenz des quellenden Körpers herbeiführt. Für die pflanzlichen Organe kommt als Quellungsflüssigkeit nur das Wasser in Betracht, das aber auch andere, nicht in der Pflanze vorkommende Körper aufquellen macht. Nehmen wir z. B. ein Stück Gelatine oder Leim, bestimmen sein Gewicht und legen es in Wasser von Zimmertemperatur, so sehen wir die Wasseraufnahme alsbald an der Volumzunahme, und mit Hilfe der Wage stellen wir fest, daß diese Wasseraufnahme nach einiger Zeit sich verlangsamt und schließlich ganz zum Stillstand gelangt. Erwärmen wir aber jetzt das Wasser, so wird mehr aufgenommen; es hängt also die Wasserkapazität der Gelatine von der Temperatur ab. Bei einer gewissen Temperatur wird endlich die Wasseraufnahme eine unbegrenzte, oder wie man gewöhnlich zu sagen pflegt: die Gelatine löst sich jetzt im Wasser. Dasselbe tritt bei Gummi arabicum schon bei gewöhnlicher Temperatur ein, indem die Wassereinlagerung hier unbegrenzt weitergeht. Wir sehen hieraus, daß Quellung sukzessive in Lösung übergehen kann, doch wäre es ganz verkehrt, zu glauben, daß es eine allgemeine Eigenschaft quellender Körper sei, sich schließlich bei einer bestimmten Temperatur im Quellungsmittel zu lösen. Speziell die Zellwand, die uns hier ja zunächst interessiert, bleibt auch im Zustand maximaler Quellung fest. Darum wollen wir auf die Veränderung, die die Gelatine bei der Lösung erfährt, hier nicht eingehen.

Um in die Art und Weise der Wassereinlagerung nähere Einsicht zu gewinnen, vergleichen wir nun einen quellbaren Körper, eine Zellmembran oder ein Stück Gelatine, mit einem feinporösen Körper, also etwa mit einer Platte aus gegossenem und dann an der Luft getrocknetem Gips. Bringen wir diese Gipsplatte in Wasser, so nimmt sie eine ganz bestimmte Menge davon auf und hält es auch fest, wenn wir sie aus dem Wasser herausziehen. Dieses Wasser ist aber in präexistierende Hohlräume eingedrungen, wie ohne weiteres an den Luftbläschen zu sehen ist, die unter Wasser aus dem Gips aufsteigen. Das Wasser dringt einfach kapillar in den Gips ein und treibt dabei die in diesem enthaltene Luft vor sich her. In einer Zellmembran oder in Gelatine sind kapillare, lufterfüllte Spalten mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht nachzuweisen. Damit ist aber nicht gesagt, daß sie nicht existieren. Auch die Durchsichtigkeit, die vielfach als Argument gegen die Existenz feiner Spalten angeführt wird, kann bestehen, wenn diese Räume von ultramikroskopischen Dimensionen sind[1]). Aber nicht nur im Ausmaß der Spalten, sondern auch in anderer Beziehung besteht eine wesentliche Differenz zwischen den feinporösen und den quellbaren Körpern. Der Gips zeigt bei der Wasseraufnahme keine Volumvergrößerung wie ein quellender Körper; selbst wenn also im letzteren das Wasser in vorgebildete Hohlräume einströmt, so müßten diese durch das Wasser erweitert werden, die kleinsten Teilchen des Körpers müßten sich voneinander entfernen, was bei einem festen, nicht quellbaren Körper offenbar nicht der Fall ist. Im Gegenteil, es kann sogar durch kapillares Eindringen von Wasser eine Verkleinerung bei nicht quellbaren Körpern eintreten, wie das Askenasy[2]) an einem Satz von Deckgläschen beobachtet hat.

Man könnte sich nun damit zufrieden geben, daß eben gewisse Körper die Fähigkeit zur Quellung haben, während andere quellungsunfähig sind. Da aber gerade die Organismen besonders viele quellungsfähige Substanzen enthalten, unter denen uns hier vor allem die Zellulose interessiert, so haben seit langer Zeit die Biologen besonderes Interesse an den Quellungserscheinungen genommen und haben auch versucht, Hypothesen aufzustellen, die erklären sollen, worin die Ursachen der Quellungsfähigkeit liegen. Wir nennen vor allem Nägeli[3]), Reinke[4]), Bütschli[5]). Sie suchen alle diese Ursache in einer bestimmten Struktur.

Nägeli[3]) nimmt in den quellbaren Körpern Molekularverbände an, die er Micelle nennt. Da heute die Kolloide zweifellos als aus solchen Molekularverbänden bestehend betrachtet werden, so war Nägeli offenbar mit diesen Konzeptionen seiner Zeit voraus. Die Micellen liegen nun nach Nägeli im trockenen Körper dicht aneinander, ohne lufterfüllte Räume zwischeneinander zu lassen; sie müssen also polyedrische Gestalt haben. Der Zusammenhang des Ganzen wird durch die gegenseitige Anziehung der Micellen hergestellt. Da aber außerdem eine Anziehungskraft für Wasser besteht, so sucht sich jedes Micell mit einer Wasserhülle zu umgeben. Das ist aber nur möglich, wenn die Anziehungskraft zum Wasser die Anziehung zwischen den Nachbarmicellen überwindet. Diese

1) Vgl. Bütschli 1900 Verh. d. Naturhist. Vereins Heidelberg (N. F.) 6 287.

2) Askenasy 1900 ebenda (N. F.) 6.

3) Nägeli 1858 Pflanzenphys. Untersuchungen 3. (Die Stärkekörner.)

4) Reinke 1879 Untersuchungen über Quellung. (Hansteins bot. Abhandlungen 4.)

5) Bütschli 1892 Unters. über d. mikroskop. Schäume und d. Protoplasma. Leipzig; 1896 Abh. Kgl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen; 1898 Unters. über Strukturen etc. (Vgl. auch den zusammenfassenden Bericht von Schuberg Zool. Cbl. 1900 7.)

rücken also bei Wasserzusatz auseinander, und so erklärt sich ohne weiteres die Volumzunahme des quellenden Körpers. Soll diese aber eine begrenzte sein, so muß bei weiterem Eindringen von Wasser der Widerstand, den die Entfernung der Micellen verursacht, rapid wachsen. NÄGELI macht die Annahme, die Anziehungskraft zwischen Substanz und Wasser nehme in einem schnelleren Verhältnis ab, als die Anziehungskraft zwischen den Micellen, die erstere sei also einer höheren Potenz der Entfernung umgekehrt proportional als die letztere. Dann wird aber auch nicht alles im gequollenen Körper enthaltene Wasser gleich festgehalten werden. Am festesten gebunden sind die der Oberfläche des Micells benachbarten Teile; mit der Entfernung von dieser nimmt die Beweglichkeit des Wassers zu, und es ist sehr wahrscheinlich, daß gar nicht alles imbibierte Wasser innerhalb der Anziehungssphäre der Micellen liegt; es kann auch kapillar in kleinen Hohlräumen festgehalten werden, die beim Quellen entstehen [4]).

BÜTSCHLI [5]) hat bei den quellungsfähigen Körpern eine Schaumstruktur entdeckt. Da diese sich aber auch bei quellungsunfähigen Körpern finden kann, ist es nicht möglich, in ihr das Entscheidende für die Quellungsfähigkeit zu finden. So nimmt denn BÜTSCHLI an, daß in den Waben der quellbaren Körper Wasser enthalten sei, daß aber die Wabenwände selbst ebenfalls Wasser aufnehmen (durch Hydratbildung) und dabei quellen. Neuerdings wird mehr und mehr angenommen, daß die Wabenstruktur in solchen Gelen insofern ein Kunstprodukt sei, als sie erst bei Ersetzung des Wassers durch Alkohol usw. auftrete, die bei Anfertigung der Präparate üblich ist. Auch kann das Ultramikroskop keinerlei solche Struktur erweisen.

Von physiko-chemischer Seite [6]) wird heute die Quellung aufgefaßt als eine Lösung von Wasser in dem quellbaren Körper, da tatsächlich eine sehr weitgehende Analogie zwischen Lösung und Quellung besteht. Das aufgenommene Wasser soll also in erster Linie in die Teilchen des Quellungskörpers aufgenommen werden, zum Teil wohl auch in die sich ergebenden Lücken eindringen [7]).

Die Annahme von Micellen wird dabei verschieden beurteilt. KATZ z. B. lehnt sie ab, vielleicht freilich nur für die einfachen, bisher allein von ihm studierten Quellkörper, POSNJAK [8]) stimmt ihr zu. Für den Biologen hat diese Annahme auch heute noch viel für sich, und insbesondere bei Zellmembranen wird man die Micelle als anisotrope Kristalle aufzufassen geneigt sein. Jedenfalls wird dann der weitgehende Parallelismus zwischen den optischen und den Quellungsphänomenen am leichtesten verständlich.

Quellung erfolgt nicht etwa nur dann, wenn der Quellkörper in Wasser gebracht wird, sondern auch in feuchter Luft. Die Quellungsgröße hängt von der relativen Feuchtigkeit der Luft ab. In gesättigter Luft maximal gequollen, gibt der Körper bei Abnahme der relativen Feuchtigkeit zunächst viel, dann von etwa 0,96 relativer Feuchtigkeit weniger Wasser ab, um schließlich die letzten Wasserreste bei weiterer Austrocknung wieder rascher abzugeben. So entsteht eine charakteristische S-Kurve [9]), die die Abhängigkeit der Quellungsgröße von der Dampfspannung zeigt.

Hand in Hand mit der Wasseraufnahme geht eine beträchtliche Veränderung der mechanischen Eigenschaften des quellenden Körpers. War die trockene Substanz spröde und wenig dehnbar, so wird sie im aufgequollenen Zustand geschmeidig und dehnbar, jedoch nimmt ihre Elastizität und ihre Festigkeit (gegen Biegung und Druck) sehr bedeutend ab. Es ist aber sehr bemerkenswert, welch große Wassermengen in einen Körper eingelagert werden können, ohne daß er seine Festigkeit ganz verliert, ohne daß er zur Flüssigkeit wird. Nach NÄGELI enthält die gallertige Zellmembran gewisser niederer Algen auf 100 Teile Wasser nur $1/2$ Teil Trockensubstanz; damit ist

---

6) KATZ 1918 Kolloidchem. Beihefte 9 1. HÖBER 1922 Physik. Chemie der Zelle. 5. Aufl. S. 251.

7) HÖBER (Anm. 6) S. 249, 254.

8) POSNJAK 1912 Kolloidchem. Beih. 3 12.

9) KATZ (Anm. 6) S. 57.

aber noch lange nicht die äußerste Grenze erreicht, denn nach van Gerichten[10]) hört bei Apiin, einem Glykosid der Petersilie, die Fähigkeit, eine Gallerte zu bilden, erst auf, wenn man 1 Teil dieser Substanz in mehr als 8000 Teilen Wasser löst.

Die Volumveränderungen, die mit der Quellung bzw. mit dem entgegengesetzten Vorgang, der Schrumpfung, verbunden sind, geben nun den quellbaren Körpern die Fähigkeit, Bewegungen auszuführen, und mit der Betrachtung dieser kehren wir zu den hygroskopischen Bewegungen zurück, von denen wir ausgingen. Wenn freilich die Quellbarkeit eines Körpers nach allen Richtungen hin gleich ist, dann wird er selbst oder seine Teile nur geradlinige Bewegungen ausführen können, die uns nicht weiter interessieren. Die Krümmungen, Windungen und Drehungen der hygroskopischen Organe aber können offenbar nur dann zustande kommen, wenn die Quellbarkeit nach verschiedenen Richtungen eine ungleiche ist, wenn Schichten verschiedener Quellbarkeit in Antagonismus treten. Wir nennen die beim Austrocknen am meisten schrumpfende Schicht die ,,Kontraktionsschicht" oder ,,dynamische Schicht", die am schwächsten sich verkürzende dagegen ,,die Widerlage". Ungleiche Quellbarkeit aber kann einmal durch verschiedene Beschaffenheit des quellenden Körpers, also in unserem Fall der Zellmembran, bedingt sein, wobei man im allgemeinen an chemische Differenzen denken wird, während Nägeli auch physikalische, speziell verschiedene Größe der Micellen, annahm. Andererseits kann aber auch durch den Bau der Membran eine differente Quellbarkeit nach verschiedenen Richtungen ermöglicht sein. Tatsache ist, daß eine nicht isodiametrische Zelle nach ihren drei Hauptrichtungen ungleich quellbar ist. Es zeigt sich nämlich die größte Quellbarkeit in einer langgestreckten Zelle in radialer Richtung, also senkrecht zu den einzelnen konzentrischen Schichten, aus denen die Wand aufgebaut ist; geringer ist die Quellbarkeit in tangential querer Richtung; am geringsten in der Längsrichtung. Entsprechend ist natürlich das Verhalten beim Schrumpfen: denken wir uns um einen Punkt im Innern der gequollenen Zellwand eine Kugelfläche gelegt, so geht diese beim Austrocknen in ein Ellipsoid, ,,Schrumpfungsellipsoid", über, dessen kürzeste Achse senkrecht zur Schichtung fällt, während die beiden anderen in einer tangentialen Richtung zu liegen kommen. Es muß aber nicht notwendig, wie oben gesagt, die längste Achse mit der Längsrichtung der Zelle zusammenfallen, sie kann auch schief oder quer verlaufen. Es wäre oft sehr schwierig, die Lage der Schrumpfungsachsen direkt durch Messung beim Austrocknen zu eruieren, und deshalb ist es von Wichtigkeit, zu wissen, daß es auch indirekte Methoden zu ihrer Bestimmung gibt. Einmal ist hier zu nennen die polariskopische Untersuchung, die zur Feststellung des optischen Elastizitätsellipsoids führt; die Erfahrung lehrt, daß dieses fast immer mit dem Schrumpfungsellipsoid der Lage der Achsen nach vollkommen übereinstimmt. Zweitens ist die Richtung der Verdickungsleisten, der Streifen und der Tüpfel zu beachten, denn diese Richtung stimmt mit der Lage der längsten Achse des Ellipsoids überein, in dieser Richtung also tritt die geringste Kontraktion beim Austrocknen ein. Die Lage der längsten Achse kann aber in

10) van Gerichten 1876 Ber. d. D. Chem. Gesellsch. 9 1121.

einer Zelle an verschiedenen Wänden verschieden sein, sie kann z. B. in der Außenwand längs, in der Innenwand quer sein, ja sogar in sukzessiven Schichten derselben Wand kann sie sich ändern.

Es wird sich nun für uns nicht darum handeln, die hygroskopischen Bewegungen generell und eingehend darzulegen; das hätte auch seine Schwierigkeiten, da nicht alle Autoren in der Deutung der komplizierten Fälle vollkommen übereinstimmen. Es sollen vielmehr hier nur einige Beispiele gegeben werden, die zur Illustration der wichtigsten Typen dienen können[11]). Wir beginnen mit einfachen Krümmungen, wie sie uns z. B. bei Anastatica hierochuntica, der Jerichorose, entgegentreten, einer niedrigen Crucifere der Steppen der südöstlichen Mittelmeerländer. Bei der Fruchtreife trocknen die zahlreichen, sparrig abstehenden Zweige ein und verkürzen sich dabei auf der Oberseite sehr viel mehr als auf der Unterseite; sie krümmen sich also sämtlich nach innen und verwandeln die Pflanze in ein kugliges Gebilde. Beim Befeuchten strecken sie sich wieder, und dieses Spiel läßt sich beliebig oft wiederholen, und zwar an der abgestorbenen Pflanze. Es ist leicht zu zeigen, daß nur der Holzkörper die Krümmung bewirkt, und eine anatomische Untersuchung des Zweiges zeigt, daß dieser überwiegend aus Holzfasern besteht, aber exzentrisch gebaut ist[12]); auf der mehr entwickelten Unterseite (Konvexseite) sind diese Fasern sehr viel stärker verholzt als auf der schwächer verdickten Oberseite. Und bis vor kurzem glaubte man, daß auf diesen chemischen Differenzen die stärkere Verkürzung der Oberseiten beim Austrocknen beruhe. Nach STEINBRINCK und SCHINZ[13]) aber liegen auch hier — wie bei allen folgenden Quellungsmechanismen — physikalische Differenzen zwischen Oberseite und Unterseite vor. Ein Beispiel für ungleiche Quellungsfähigkeit, die auf chemischen Ursachen beruht, ist also zurzeit nicht bekannt. Schrumpfungsmechanismen treten uns am häufigsten bei der Eröffnung trockener Kapseln[14]) entgegen. Ein Teil der Fruchtwand sucht sich nach außen umzukrümmen, und die Spannungen führen schließlich zu einem Riß an den Orten des geringsten Widerstandes, an Stellen, die häufig durch ganz bestimmte anatomische Struktur als Trennungslinien ausgebildet sind. Die Ursache der Spannungen liegt in der differenten Anordnung der Achsen des Schrumpfungsellipsoids, die sich äußerlich in der Lagerung der Zellen, in dem Verlauf der Schichtung oder in der Richtung der Streifung der Zellwand manifestiert.

Wir wollen diese verschiedenen Möglichkeiten durch einige Beispiele illustrieren:

1. Differente Lagerung antagonistischer Zellen.

Bei Syringa findet sich in der Wand der Kapselklappen eine Hartschicht, die allein die Krümmung bewirkt, und die aus sechs Reihen langgestreckter, derbwandiger Zellen besteht, von denen die innersten längs, die äußersten schräg und quer gelagert sind. Wenn nun auch diese Zellen überall gleich geartet sind, d. h. in bezug auf ihre Quellbarkeit keine Unterschiede aufweisen, so muß doch schon durch ihre Lagerung eine Austrocknungskrümmung zustande kommen. Es verkürzen sich ja die Zellen in ihrer Längsrichtung weniger als in bezug auf den Querdurchmesser; es muß sich demnach die Außenseite der Klappe der Länge nach mehr kontrahieren als die Innenseite; die Klappe wird also nach außen konkav. Es ist aber nicht nötig, daß beide Antagonisten wie bei Syringa längsgestreckt und unter 90° gekreuzt sind, es genügt, wenn eine Zellschicht aus Fasern besteht, während ihr Widerpart aus isodiametrischen Zellen aufgebaut ist. So finden wir z. B. in der Fruchtwand von Veronica die Epidermiszellen der Innenseite als derbe Fasern ausgebildet, und ihnen wirkt ein weiter außen gelegenes, allseits gleichmäßig schrumpfendes Parenchym entgegen[15]). Die Kontraktionsdifferenz zwischen diesem und der Innenepidermis ist aber in der Längsrichtung der Elemente dieser letzteren am größten, es muß

---

11) Aeltere Literatur: KRAUS 1866 Jahrb. wiss. Bot. **5** 83. HILDEBRAND 1873 Jahrb. wiss. Bot. **9** 235.

12) VOLKENS 1884 Jahrb. d. Berl. Bot. Gartens **3** 6.

13) STEINBRINCK u. SCHINZ 1908 Flora **98** 471.

14) Vgl. WEBERBAUER 1901 Bot. Cbl. Beih. **10** 393. STEINBRINCK 1906 Biol. Cbl. **26** 657.

15) STEINBRINCK 1878 Bot. Ztg. **36** 561.

also eine Krümmung nach außen, senkrecht zur Richtung dieser Elemente eintreten.

2. Differente Schichtung der Zellwand.

Als Beispiel führen wir die Kapselzähne von Linaria an[16]). Unsere Fig. 80 *1* zeigt ein Stück eines medianen Längsschnitts durch die allein für die Krümmung in Betracht kommenden Teile dieser Zähne, d. h. durch die Innenepidermis und die anstoßende Hartschicht. Die Zellen, die hier dargestellt sind, erscheinen zwar keineswegs isodiametrisch, trotzdem kommt aber nicht der Lagerung der Zellen, sondern der Schichtung ihrer Zellmembran die maßgebende Rolle bei der Krümmung zu. Die beiden Zellenlagen unterscheiden sich sehr wesentlich in dem Verlauf der Membranschichten. In der Innenepidermis verlaufen dieselben fast durchweg parallel der Längsrichtung des Kapselzahnes, ebenso an der Innenwand der Hartschicht; im übrigen Teil der letzteren könnte man nach dem allgemeinen Habitus der einseitigen Verdickung einen ähnlichen Verlauf vermuten, d. h. die Verdickungsschichten könnten alle parallel der Außenwand dieser Zellen gelagert sein, wie in Fig. 80 *2*; tatsächlich aber sind die Schichten, wie ein Blick auf die Fig. 80 *1* zeigt, alle parallel dem Horizontalwänden gelagert. Wenn nun, wie früher auseinandergesetzt, senkrecht zur Schichtung die maximale Kontraktion stattfindet, so muß der größte Teil der Hartschicht sich in der Längsrichtung der Kapsel viel bedeutender verkürzen als die Innenepidermis und die Hartschichtinnenwand. Messungen an den isolierten Schichten ergaben in der Tat an ersterer 10 Proz., an letzterer keine meßbare Verkürzung.

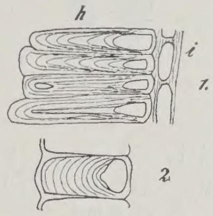


Fig. 80. *1* Längsschnitt durch einen Kapselzahn von Linaria vulgaris. *i* Innenepidermis. *h* Hartschicht. Vergr. ca. 300. — *2* Außenepidermiszelle von Dianthus prolifer im Querschnitt. Vergr. ca. 150. Nach STEINBRINCK[16]).

3. Differente Streifung der Zellwand.

Wir können das Beispiel der Linariakapsel kurz dahin charakterisieren, daß bei ihm der Unterschied zwischen der kürzesten Achse und einer längeren Achse des Schrumpfungsellipsoids ausgenutzt wird. Im Gegensatz dazu stehen nun die Fälle, bei denen die Differenz zwischen der längsten und der mittleren Achse zur Geltung kommt; die Krümmung läßt sich hier demnach auf die Streifung der Membranen zurückführen. a) Die Kapseln von Campanula[17]) öffnen sich in ähnlicher Weise durch Klappen wie die von Linaria. Der Bau und Mechanismus derselben ist aber bei beiden Pflanzen wesentlich verschieden. Bei Campanula fehlt das Sklerenchym, die Krümmung wird durch Parenchym bewerkstelligt und kommt zum Teil schon durch die Gestalt der Zellen zustande; die äußeren Parenchymschichten sind nämlich kurz, nach innen nimmt die Länge zu, die innersten sind die längsten. Nach den früheren Auseinandersetzungen muß schon hierdurch eine Krümmung der Klappe konkav nach außen gesichert sein. Es kommt aber noch als zweites Moment die Streifung der Zellmembran hinzu, die in der Lage der Tüpfel ihren Ausdruck findet: die äußeren Zellen haben quergelagerte Tüpfel, und in den folgenden Schichten gehen die Tüpfel durch die linksschiefe Lage in die Längsrichtung über. Da nun, wie wir gesehen haben, die Längsachse des Schrumpfungsellipsoids in die Richtung der Tüpfelstreckung zu liegen kommt, so wird in den dynamischen Außenzellen die mittlere Schrumpfungsachse ausgenützt und sie arbeitet gegen die größte Achse in der Widerlage, d. h. den inneren Zellen. — b) Ein Wechsel in der Streifung kann aber auch in der einzelnen Zelle sich vollziehen, und wir haben z. B. bei Saponaria den Fall, daß bei der Kapselöffnung der Hauptsache nach nur die Außenepidermis in Betracht kommt, deren stark verdickte Außenwand die Kontraktionsschicht bildet, während Radialwände und Innenwand als Widerlage fungieren. Nun sind freilich nicht, wie man erwarten könnte, auf der Außenwand Querporen, auf der Innenwand Längsporen, sondern der Unterschied zwischen beiden ist ein anderer. Nach STEINBRINCK[16]) ist die Innenwand mit

16) STEINBRINCK 1891 Flora **74** 193.

17) STEINBRINCK 1895 Dodonaea Bot. Jaarboek **7**. Grundzüge der Oeffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbehältern.

zahlreichen scharf markierten, schmalelliptischen Querporen besetzt; auf der Außenwand dagegen werden die Tüpfel verschwommener, weniger zahlreich und langer gestreckt, und sie gehen schließlich, an der Stelle maximaler Krümmung, in dunkle schmale Streifen über, die von einer Radialwand quer bis zur anderen laufen und mit hellen Streifen abwechseln. Es ist leicht einzusehen, wie bei dieser Konstruktion die nötige Kontraktionsdifferenz zwischen Außen- und Innenwand zustande kommt; die Innenwand mit den kurzen Quersprossen schrumpft eben viel weniger als die Außenwand. Erwähnt sei noch, daß STEINBRINCK das eben besprochene Prinzip bei Dianthus prolifer im Extrem ausgebildet fand; hier wirken die äußersten Schichten der Epidermisaußenwand dynamisch, die innersten Schichten derselben Wand als Widerlage, es liegen also die Antagonisten in ein und derselben Zellwand. — Die Art unserer Darstellung könnte den Gedanken erwecken, als ob in jedem Einzelfalle einer hygroskopischen Krümmung immer nur eines der drei Prinzipien (qualitative Differenzen in der Quellungsfähigkeit der Membran, Differenzen in der Schichtung, Differenzen in der Streifung) zur Verwendung käme. Das ist aber nicht der Fall; vielmehr werden in der Regel Kombinationen dieser Möglichkeiten in der Natur eintreten. Nur im Interesse der Kürze haben wir es vermieden, auf diese in jedem Einzelfall hinzuweisen.

Fig. 81. Hülse von Orobus vernus. Nach KERNER.

Wir wenden uns jetzt von den Krümmungen in einer Ebene zu den komplizierteren Erscheinungen des Windens und Tordierens[18]. Auch hier sind wieder dieselben Bauprinzipien möglich, doch müssen wir es uns versagen, sie mit gleicher Ausführlichkeit zu verfolgen, wie wir gebei den einfachen Krümmungen taten. Sehr auffallende Windungen treffen wir an den beiden Klappen, in die sich die Hülse der Papilionaceen bei der Reife zu zerspalten pflegt. Den Habitus der Windungen zeigt Fig. 81; die Innenwand der Fruchtschale kommt bei der Windung nach innen zu liegen. Die anatomische Untersuchung[19] zeigt, daß der inneren Epidermis zwei Faserschichten anliegen, auf die nach außen eine mechanisch bedeutungslose Parenchymschicht folgt und endlich eine dickwandige Hypodermschicht unter der Außenepidermis. Die Fasern innen und außen sind unter 90° gekreuzt und wenn die Längsrichtung der Innenfasern etwa mit der Längsachse der Hülse übereinstimmte, so käme es beim Austrocknen der Wand zu einer einfachen Einkrümmung. Tatsächlich aber bilden diese Fasern einen Winkel von annähernd 45° mit der Längsachse (und natürlich die äußeren Fasern auch!) und so kommt es, daß die Krümmung die zur Faserrichtung quer ist, schief zur Hülsenachse verläuft.

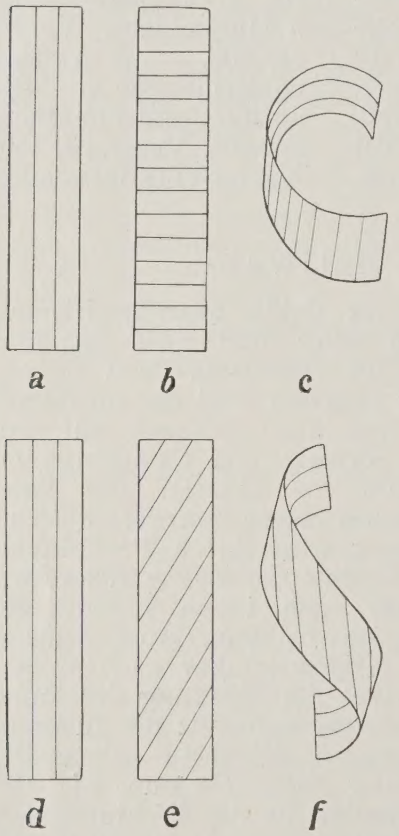


Fig. 82. Erklärung im Text.

Die Wirkung ungleicher Schrumpfung kann man sich sehr gut an gewöhnlichem Schreibpapier klar machen. Dieses zeigt nämlich in seiner Längs- und Breitenrichtung ein differentes Schrumpfungsvermögen. Die genannten Richtungen sind aber bei liniiertem Papier durch die Linien gegeben. Schneidet man nun zwei gleichgroße Rechtecke parallel und senkrecht zu den Linien (Fig. 82 *a* u. *b*) und verklebt sie mit ihren Flächen in feuchtem Zustand, so krümmt sich das Ganze beim Eintrocknen einfach ein,

---

18) Man vgl. hierzu NÄGELI u. SCHWENDENER 1877 Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig. S. 414 ff.

19) STEINBRINCK 1913 Ber. 31 529. Hier eingehende Schilderung mit mannigfachen Komplikationen, die an dieser Stelle nicht angedeutet werden können.

wie das Fig. 82 *c* zeigt. Werden aber zwei Rechtecke (Fig. 82 *d*, *e*) verklebt, deren Linien sich unter spitzem Winkel schneiden, so nehmen sie nach dem Austrocknen Schraubenform an[20]) (Fig. 82 *f*).

Wenn auch nach den Untersuchungen von ZIMMERMANN feststeht, daß die Hartschicht der Leguminosen allein ausreicht, um die Hülse zu krümmen, so kann doch die Außenepidermis, wie STEINBRINCK[21]) betonte, unterstützend mitwirken. Die Epidermiszellen sind nämlich längsgestreckt und zugleich mit den Faserzellen gekreuzt, wodurch, wie wir wissen, eine Kontraktionsdifferenz zwischen beiden auftreten muß. Im Hinblick auf das Folgende ist es für uns wichtig, zu betonen, daß Windungen aus dem Gegenspiel zwischen Epidermis und Fasern auch dann resultieren müßten, wenn innerhalb der Fasergruppe die von ZIMMERMANN aufgefundene Differenz nicht bestände, wenn also alle Fasern sich ganz gleich verhielten.

Interessanter sind die Schraubenwindungen an den unteren Teilen der Grannen von Erodium (Fig. 83 *A*), denn hier erfolgt die Windung schief zu der Längsrichtung der Fasern, aus denen sich die Granne zusammensetzt (wenn wir von Epidermis und Parenchym absehen, die bei der hygroskopischen Bewegung ganz unwirksam sind). Die derbwandigen Fasern bilden von außen nach innen vier Zonen, die allmählich ineinander übergehen[17]).

Zone I: Querporige Fasern, die sich in isoliertem Zustand beim Austrocknen nur mäßig nach außen krümmen.

Zone II: Fasern, die auf der Außenwand quere oder schwach nach rechts aufsteigende, auf der Innenwand steilere, links aufsteigende Poren tragen. Diese ganze Zone, wie auch jede einzelne Zelle derselben, windet, nach Loslösung von den übrigen Teilen, beim Austrocknen in gleichem Sinne wie die Granne selbst.

Zone III: Längsporige Fasern, die beim Austrocknen gestreckt bleiben.

Zone IV: Steil rechtsschraubige Fasern. Diese Zone windet in isoliertem Zustand bei Wasserverlust rechts, also umgekehrt wie die ganze Granne.

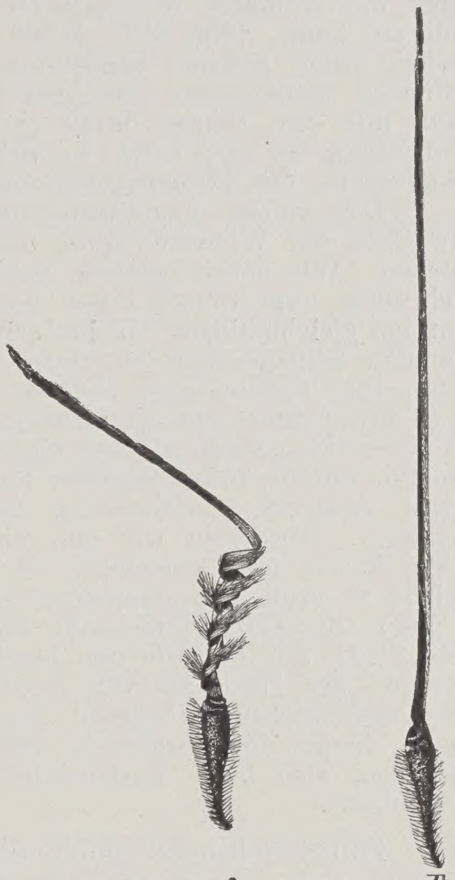

A B

Fig. 83. Teilfrüchte von Erodium. *A* in trockenem Zustande, *B* in feuchtem Zustande, geradegestreckt. Aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen".

Es ist demnach klar, daß die Zone II allein oder im Antagonismus mit den anderen Zonen die Windung der Granne verursachen muß. In ihr aber zeigt schon jede einzelne Zelle das Bestreben, zu winden. Eine Erklärung dafür zu finden, wird uns nicht schwer fallen, wenn wir die einzelne Faser dieser Zone mit den Hülsen der Papilionaceen vergleichen. Die queren oder schwach rechts ansteigenden Poren der Außenwand der Zellen zeigen uns die lange Achse des Schrumpfungsellipsoids an; sie stimmt mit der durch die Lagerung der Epidermiszellen der Hülse (S. 226) gegebenen überein. Auf der Innenwand dagegen ist gerade wie bei der Hülse diese Achse mit der äußeren ungefähr gekreuzt. — Daß aber bei gegebenem Windebestreben der Einzelzellen auch die ganze Zone II windet, ist leicht verständlich; ebenso, daß die Zonen I und III diese Windung nur verstärken können. Tatsächlich beobachtet man denn auch, daß Zone II in Verbindung mit I oder mit III oder mit beiden windet; tritt endlich noch Zone IV hinzu, so wird deren entgegengesetztes Windebestreben überwunden.

Die letztgenannte Zone windet übrigens aus anderen Gründen, als die bisher betrachteten Zonen. In Zone I—III handelt es sich um einen Antagonismus zwischen „gekreuzten ebenen Platten", d. h. zwischen ebenen

20) STEINBRINCK 1906 Biol. Cbl. **26** 657.

21) STEINBRINCK 1873 Unters. über d. anatom. Ursachen d. Aufspringens d. Früchte S. 17. Diss. Bonn.

Schichten, deren Schrumpfungsachsen gekreuzt sind[22]). Diese Platten können verschieden verteilt sein: a) sie nehmen Vorder- und Hinterwand einer Zelle ein (Zone II); b) sie sind in verschiedenen Zellen angebracht; c) beide Lagerungen sind vereinigt. Unter allen Umständen haben hier die Radialwände der Zellen quergestellte Poren und sie spielen demnach keine Rolle bei der Windung. Bei der Zone IV von Erodium finden wir aber die Poren in einer kontinuierlichen rechtsläufigen Schraubenlinie, die von der Vorderwand über die Seitenwand nach der Rückenwand etc. verläuft. Hier handelt es sich also nicht um zwei gekreuzte Platten, sondern um ringsum schraubig gebaute Elemente. Ist die Wand solcher Elemente gleichmäßig quellbar, so müssen sie, wie ZIMMERMANN gezeigt hat, jedes für sich tordieren. „Wie aber ein Komplex rein-tordierender Zellen im Gewebeverband Windung herbeiführen kann, läßt sich leicht durch einen Versuch veranschaulichen. Man belege einen geraden bandförmigen Streifen Papiers der Länge nach dicht mit Stücken tordierender Säulchen der Stipagranne, verbinde diese untereinander und mit dem Papier durch ein Klebmittel und überlasse das Ganze der Austrocknung an der Luft, so wird dasselbe enge Linkswindungen zeigen, deren Außenseite der Papierstreifen einnimmt“ [23]).

Das zuletzt angeführte Beispiel zeigt schon die nahen Beziehungen, die zwischen der Windebewegung und der nun noch zu besprechenden Torsion bestehen. Wir haben gesehen, daß die einzelnen Zellen tordieren müssen, wenn sie schraubig angeordnete Poren besitzen. Es kann nun auch ein ganzes Organ infolge gleichmäßiger Torsion seiner einzelnen Elemente tordieren. Als DARWIN[24]) feuchte Stipagrannen zu einem Bündel vereinigte und dieses dann austrocknen ließ, trat Torsion ein; aber es scheint, daß in der Natur dieses Prinzip nicht zur Anwendung gelangt (Anemone?)[25]). Sehr viel häufiger sehen wir jedenfalls Torsion des ganzen Organs eintreten infolge des Windungsbestrebens der Elemente, die in konzentrischen Lagen angeordnet sind. Die Torsion muß ja auf einer relativen Verlängerung der Peripherie gegenüber den zentralen Partien beruhen. Tordieren wir nun ein Bündel paralleler Fasern, so zeigt sich, daß jede Faser, mit Ausnahme der zentralen, in eine Schraubenlinie übergeführt wird; es muß also umgekehrt auch durch das Winden der einzelnen Elemente Torsion des Ganzen zustande kommen können. Tatsächlich spielen z. B. gerade bei Stipa, auf die wir uns beschränken wollen, windende Zellen vom Bau derjenigen der Zone IV von Erodium eine Hauptrolle, und es kommt nur noch der eine wichtige Umstand hinzu, daß nämlich diese Fasern eine von außen nach innen fortschreitende Befähigung zur longitudinalen Wassereinlagerung besitzen, also beim Austrocknen im Zentrum sich mehr verkürzen als in der Peripherie.

Zum Schlusse noch ein paar Worte über die biologische Bedeutung der besprochenen Bewegungen! Sie stehen fast alle in Beziehung zur Verbreitung der Samen. Bei der großen Mehrzahl der Fälle werden die Früchte durch Austrocknung geöffnet: es heben sich Teile der Fruchtwand ab, die Samen können nun aus der Kapsel ausfallen. Es gibt aber auch eine ganze Reihe von Pflanzen, deren Früchte sich bei trockenem Wetter schließen und bei feuchtem öffnen; dahin gehört die obengenannte Anastatica, Mesembryanthemum und manche andere. Vollkommener sind die Früchte eingerichtet, die ihre Samen auszuschleudern vermögen; das ist der Fall bei Geranium und den windenden Leguminosenhülsen. Die Früchte oder Samen endlich, die lange tordierende Grannen haben, wie Erodium, Stipa, aber außerdem noch viele andere Gramineen, manche Anemonen etc., sind imstande, sich durch die Torsionen der Granne in den Erdboden einzubohren.

Schrumpfungsmechanismen sind nicht auf die bisher genannten Pflanzenteile beschränkt, sie finden sich z. B. auch in sehr ausge-

---

22) STEINBRINCK 1888 Ber. Bot. Ges. **6** 385.
23) STEINBRINCK 1888 zit. in 22 S. 392.
24) DARWIN 1876 Transact. Lin. Soc. II Ser. **1** 149.
25) EICHHOLZ 1885 Jahrb. wiss. Bot. **17** 554.

dehntem Maße an den Peristomen der Laubmoose[26]), und vielleicht beruhen auch die Bewegungen der Peridien von Geaster auf ihnen. Auch scheinen sie sogar in lebenden Geweben vorzukommen. So können die Aeste unserer Bäume[27]) und die Blätter mancher Immergrünen im Winter[28]) dadurch, daß ihre Zellhäute durch den Frost in ungleichem Maße Wasser verlieren, zu Krümmungen veranlaßt werden, und auch bei Moosen und Selaginellen gibt Steinbrinck[29]) neuerdings die Möglichkeit zu, daß die lebende, protoplasmatische Zelle in der Membran ansehnliche, zu Krümmungen führende Wasserverluste erleiden kann.

Kohäsionsbewegungen.

Wir wollen nun noch eine zweite Gruppe von hygroskopischen Bewegungserscheinungen studieren, die vor allem an Antheren bzw. an Sporangien zu beobachten sind; sie führen

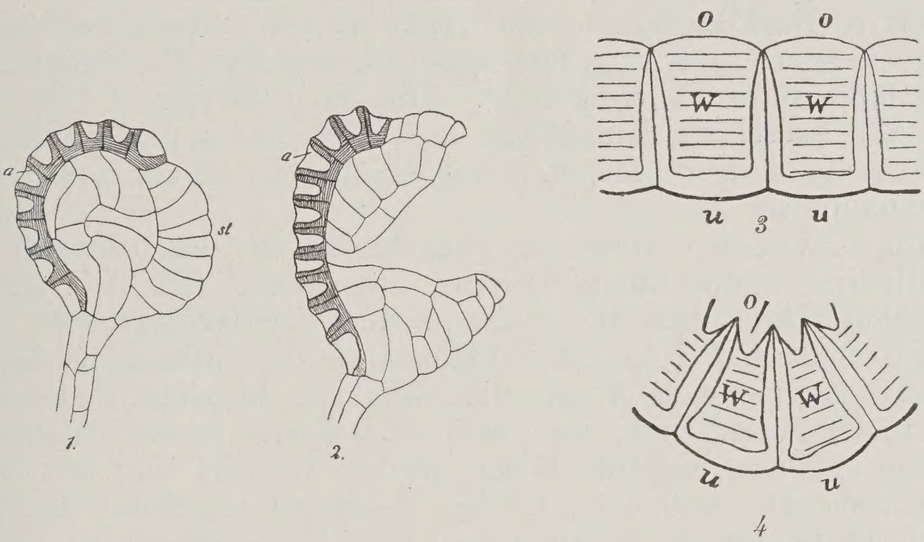


Fig. 84. Polypodiaceen-Sporangium. *st* Stomium, *a* Annulus. *1* ungeöffnet, *2* geöffnet. *3* Ringzellen in ursprünglichem Zustand, gerade. *4* Nach teilweiser Verdunstung des Füllwassers *W*; die oberen Zellwände *o* eingestülpt, die unteren *u* in ihrer ursprünglichen Länge. *3*, *4* nach Noll.

zur Entlassung, eventuell auch zur Ausschleuderung der Pollenkörner oder der Sporen und wurden früher ebenfalls als Schrumpfungsbewegungen gedeutet. Wir betrachten zunächst die Sporangien der Farne, speziell die der Polypodiaceen. Es sind das gestielte, linsenförmige Körper, deren von einer einzigen Zellschicht gebildete Wand die Sporen umschließt. Die Zellen der Wand sind im allgemeinen flach-polyedrisch und dünnwandig; den Rand der „Linse" aber bildet ein vom Stiel ausgehender mehr oder minder geschlossener Ring (Annulus), der aus hufeisenförmig verdickten Zellen besteht (Fig. 84 *a*). Stark verdickt ist die innere Tangentialwand dieser Zellen, unverdickt die Außenwand; auf den Radialwänden nimmt die Wanddicke von innen nach außen allmählich ab. An der Stelle

---

26) Steinbrinck 1906 Biol. Cbl. **26** 527.

27) Ganong 1904 Annals Bot. **18** 631. (Vgl. auch Bot. Ztg. 1905 **63** II 12). Towbridge Bull. Torr. bot. Club. 1916 **43** 29. (Zeitschr. f. Bot. **9** 67.)

28) Hannig 1908 Ber. Bot. Ges. **26a** 151.

29) Steinbrinck 1910 u. 1911 Ber. Bot. Ges. **28** 549; **29** 334.

nun, wo der Ring aufhört, oder genauer gesagt, wo er aufhört aus solchen verdickten Zellen zu bestehen (Fig. 84 *1* bei *st*), entsteht beim Reifen des Sporangiums durch die Kontraktion des Annulus ein Riß; das Sporangium nimmt die Gestalt der Fig. 84 *2* an. Die Kontraktion des Annulus, die offenbar mit seinem Wasserverlust zusammenhängt, schreitet langsam vorwärts und kann schließlich so weit gehen, daß er wieder einen Kreis beschreibt, wobei aber jetzt seine frühere Innenseite nach außen gekehrt ist. In diesem Moment tritt eine ganz neue Erscheinung auf: mit einem plötzlichen Ruck schnellt der Ring zurück und gewinnt ungefähr seine ursprüngliche Lage und Gestalt wieder. Dabei werden die noch im Sporangium liegenden Sporen wie aus einer Schleudermaschine ausgeworfen. Betrachtet man den Annulus während der Oeffnung des Sporangiums genauer, so zeigt sich, daß seine Zellen eine auffallende Deformation durchmachen. Das in ihnen enthaltene Wasser verdunstet, das Zellinnere verkleinert sich, indem die dünne Außenwand sich nach innen wölbt, während die Seitenwandungen an ihren äußeren Enden sich nähern (Fig. 84 *3* u. *4*). So wird also die Außenlinie des Ringes allmählich immer kürzer, und damit findet die Einkrümmung des Ringes ihre einfache Erklärung. Die Einstülpung der Außenwände der einzelnen Ringzellen und ihr Gehalt an flüssigem Wasser zeigen aber klar, daß es sich hier nicht um eine „Schrumpfung" handelt.

Fragen wir aber nach der Ursache der Deformation der Zellen, die schließlich dahin führt, daß die Außenwand sich dem Boden der Zelle nähert, und daß die Außenkanten der Radialwände sich berühren, so müssen wir da auf die Kohäsion des Füllwassers der Zellen und auf dessen Adhäsion an die Membran hinweisen[30]). Bei Gelegenheit der Besprechung der Wasserbewegung in der Pflanze haben wir schon erfahren, daß die Kohäsion des Wassers eine sehr beträchtliche ist; da die Adhäsion an die Membran ungefähr von gleicher Größenordnung ist, so bedarf es also eines Zuges von vielen Atmosphären, um die Wasserteile voneinander oder von der Zellwand loszureißen. Mit dem Eintritt der Verdunstung gerät, so müssen wir uns die Sache vorstellen, das Wasser im Innern der Zelle in Zugspannung; unter dem Einfluß seines Zuges erfolgt die geschilderte Deformation der Zelle. Wäre die Zellmembran nicht deformierbar, so müßte bald ein Reißen des gedehnten Wassers eintreten, und im Zellinnern entstände ein zunächst luftleerer Raum, der sich dann später mit Luft füllte. Man hat geglaubt, solche Bewegungen, die wir jetzt am Farnannulus kennen gelernt haben, und die wir im Gegensatz zu den durch Quellung oder Schrumpfung bewirkten als Kohäsionsbewegungen bezeichnen, könnten nur dann zustande kommen, wenn die Membran der Zelle für Luft impermeabel sei. Dann müßte aber ihr Vorkommen ein sehr beschränktes sein, und speziell bei den Farnsporangien könnten sie nicht auftreten, denn die Außenwand der Annuluszellen ist tatsächlich für Luft durchlässig. Das Eindringen von Luft ins Zellinnere wird aber zunächst dadurch unmöglich gemacht, daß jedes kleinste Luftbläschen ja notwendigerweise die Adhäsion des Wassers an die Wand zu überwinden hat.

---

30) Steinbrinck 1898 Ber. Bot. Ges. **16** 97; 1903 ebenda **21** 217.

So übt also das Füllwasser der Ringzellen beim Verdunsten einen mächtigen Zug auf die Wandungen aus und spannt sie elastisch. Schließlich aber wird diese Spannung so groß, daß sie die Kohäsion des Wassers überwindet; die Wassermasse im Zellinnern wird durchgerissen, und die Zellmembranen nehmen ihre ursprüngliche Gestalt wieder an, der Ring krümmt sich mit plötzlichem Ruck in seine alte Ruhelage zurück. Seine Zellen erscheinen jetzt dunkel, sie enthalten nur noch wenig an den Wänden verteiltes Wasser, im übrigen einen Raum, der wohl gewöhnlich als „mit Luft erfüllt" bezeichnet wird. Nötig ist das Eindringen von Luft aber zur Ausführung des „Springens" nicht, denn dieses tritt auch dann auf, wenn die Sporangien bei minimalem Druck unter der Luftpumpe austrocknen[31]); in diesem Fall nimmt dann also zweifellos ein luftleerer Raum das Zentrum der Annuluszellen nach dem Springen ein.

Ursprung und Renner[32]) ist es gleichzeitig und unabhängig voneinander gelungen, die Größe der Kohäsion des Füllwassers in den Annuluszellen zu bestimmen. Von mehreren dazu verwendeten Methoden berichten wir nur über eine. Renner brachte die Sporangien in einen abgeschlossenen kleinen Raum über Salzlösungen verschiedener Konzentration, setzte sie also einer nicht wassergesättigten Atmosphäre aus. Je nach der herrschenden Feuchtigkeit deformieren sich dann die Ringe verschieden weit. Nach Herstellung des Gleichgewichtes ist die Zugspannung ihres Füllwassers gleich dem osmotischen Druck, den die Salzlösung auszuüben vermag. Die Zugspannung, der das Füllwasser ausgesetzt werden kann, ohne zu reißen, beträgt häufig 300 Atm. Ueber gesättigter Kochsalzlösung, die einen osmotischen Druck von 368 Atm. entwickeln kann, springen die meisten Sporangien. Die Kohäsion des Wassers in den Ringzellen muß also den erstaunlich hohen Wert von etwa 350 Atm. erreichen.

Die Art und Weise, wie die Antherenfächer der Phanerogamen sich öffnen, stimmt nach den Untersuchungen von Steinbrinck und Hannig[33]) im wesentlichen mit dem Aufspringen der Farnsporangien überein. Jedes der vier Fächer der Anthere, die mit Pollenkörnern erfüllt sind, besitzt nach außen eine Wand, die im Zustand der Reife vielfach nur aus zwei Zellagen besteht. Die Pollenkörner gelangen dadurch, daß diese Wand sich bogig zurückkrümmt, ins Freie. Hierbei spielt die äußere Zellage der Antherenwand keine Rolle; nur die innere enthält die dynamischen Elemente, die gewöhnlich als „fibröse" Zellen bezeichnet werden. Es sind das Zellen, deren faserförmige Verdickungsleisten sehr charakteristisch angeordnet sind (Fig. 85). Sie laufen nämlich an den Seitenwänden in bestimmten Abständen ungefähr parallel nach innen zu und bedecken einen größeren oder geringeren Teil der Innenwand, indem sie hier radial zu einem Stern zusammentreten; die Außenwand lassen sie ganz frei. Die Analogie mit den Annuluszellen der Farne leuchtet ein. Der Umstand aber, daß die Seitenwände hier nicht gleichmäßig verdickt sind, bewirkt eine Differenz in ihrem Verhalten gegenüber den genannten Farnzellen. Auch die fibrösen Zellen verlieren beim Eintrocknen ihr Füll-

31) Schrodt 1897 Ber. Bot. Ges. **15** 104.

32) Ursprung 1915 Ber. Bot. Ges. **33** 153. Renner 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 617.

33) Steinbrinck 1898 zit. in 30; 1899 Festschr. f. Schwendener S. 165. Berlin. Hannig 1909 Jahrb. wiss. Bot. **47** 186.

wasser und erfahren dadurch eine Deformation. Die Deformation besteht hier ebenfalls in erster Linie darin, daß der Durchmesser der Zelle auf der Außenseite der Anthere verkürzt wird, weil die Innenseite durch die Verdickungsschichten gefestigt ist. Aber die Veränderung der Gestalt äußert sich hier nicht in einer Einstülpung der Außenwand, sondern in einer sehr bedeutenden Kontraktion der Radialwände in der Richtung senkrecht zu den Verdickungsstreifen, so daß diese sich bedeutend nähern (Fig. 85 *IV*). Die Verkürzung dieser Wände kann 50, 60, selbst 70 Proz. betragen[34]). Wäre sie die Folge eines einfachen Schrumpfungsprozesses, so wäre diese Verkürzung eine ganz extreme, wie sie bei keiner anderen Zellwand nachgewiesen ist. Zudem tritt sie schon ein, während das Lumen der Zelle noch mit Wasser erfüllt ist, und damit ist bewiesen, daß sie nicht durch Schrumpfung[35]) zustande kommen kann.

Tatsächlich ist denn auch der Vorgang ein ganz anderer. Unter dem Einfluß des Zuges, der vom Füllwasser ausgeht, legen sich die dünnen, zwischen den Fasern befindlichen Teile der Radialwand in Längsfalten und ermöglichen so die Volumabnahme der Zelle. Abgesehen von diesen Faltungen, die man am besten auf einem guten Tangentialschnitt durch die Anthere wahrnimmt, besteht aber noch ein weiterer Unterschied gegenüber den Annuluszellen. In dem Moment, wo die elastisch gebogenen Fasern die Kohäsion des Füllwassers überwinden, wo also eine Blase im Zellinnern erscheint, tritt nicht, wie beim Annulus, ein Springen ein, sondern die Antherenwand bleibt in ihrer nach außen konkaven Krümmung. Dies rührt wahrscheinlich daher, daß die dünnen Membranfalten aneinander adhärieren und erst bei Wasserzutritt geglättet werden können. Im letzteren Fall tritt also wieder eine Schließbewegung der Antherenklappe ein. — Uebrigens gibt es auch Antheren, die, wie das Sporangium der Polypodiaceen, eine Schleuderbewegung ausführen (z. B. Ricinus), bei denen also der ersten Auswärtskrümmung der Klappen eine plötzliche Einwärtskrümmung folgt. Hier wird dementsprechend der Pollen ausgeschleudert[36]).

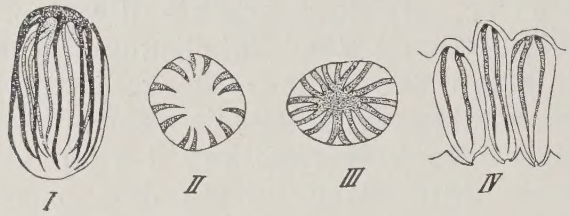


Fig. 85. Lilium candidum, Anthere. *I* isolierte Faserzelle, in feuchtem Zustande. *II* Außenansicht derselben. *III* Innenansicht derselben. *IV* Faserzellen eines ausgetrockneten Antherenquerschnittes. Nach Steinbrink[17]). Vergr. 150.

Steinbrinck hat gezeigt, daß man unter bestimmten Umständen eine Anthere unter der Luftpumpe so zum Austrocknen bringen kann, daß keinerlei negative Spannung in den Faserzellen besteht; dann findet aber auch kein Oeffnen der Klappen statt, und die völlig luft-

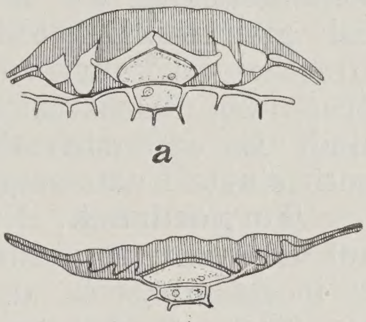
34) Schwendener 1899 Sitzber. Berlin S. 101. Steinbrinck 1901 Ber. Bot. Ges. **19** 554.

35) Von Schips ist (1913 Beih. Bot. Cbl. **31** I) die Oeffnung der Antheren wieder auf Schrumpfung zurückgeführt worden. Vgl. dazu Steinbrinck 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 448 und 1914 ebenda **32** 367; 1915 ebenda **33** 66; ferner Hannig Zeitschr. f. Bot. **6** 564 Ref.

36) Goebel 1920 Entfaltungsbewegungen. Jena. S. 339.

trockene Anthere sieht genau so aus, wie eine frische. Das beweist auf das eindringlichste, daß nicht durch Schrumpfen, sondern durch Kohäsionszug die Oeffnung der Antheren erfolgt[37]).

Durch KAMERLING und STEINBRINCK[38]) ist ferner gezeigt worden, daß die Kohäsion und nicht die Quellung auch noch bei manchen anderen Bewegungserscheinungen eine maßgebende Rolle spielt, so im Sporangium mehrerer Pteridophyten, im Sporangium und den Elateren der Lebermoose, bei den Roll- und Faltblättern von Gräsern und Moosen, bei manchen Wassergeweben und bei den Pappushaaren gewisser Compositen. Wir können diese Fälle nicht alle besprechen, und wollen nur noch einen betrachten, weil dieser uns schon früher beschäftigt hat. Wir sahen (Bd. I), daß gewisse Bromeliaceen Wasser mit Hilfe von eigenartigen Haaren an ihren Blättern aufnehmen. Die Haare bedecken, in der Flächenansicht gesehen, als vielzellige, schildförmige Gebilde die Blattepidermis. Im Schnitt (Fig. 86 *a*) bemerkt man die zwei protoplasmaerfüllten Stielzellen, denen dann die Zellen der schildförmigen Scheibe aufsitzen[39]). Die Lumina sind in Fig. 86 *a* mit Wasser mehr oder weniger gefüllt. Verlieren sie dieses z. B. dadurch, daß es von den Stielzellen aufgenommen und an das unterliegende Wassergewebe abgegeben wird, so sinken infolge der Kohäsion des Füllwassers ihre dünnen Wände so weit zusammen, daß das Lumen völlig verschwindet (Fig. 86 *b*). Bei erneuter Benetzung quellen die Wände, die Lumina öffnen sich dadurch und saugen wie eine Pumpe Wasser ein. Zum Schluß ist darauf hinzuweisen, daß die Kohäsion des Füllwassers vielleicht auch bei den Quellungsvorgängen mitspielen könnte, so daß also zwischen Quellungs- und Kohäsionserscheinungen nicht der prinzipielle Gegensatz vorläge, wie es auf den ersten Blick zu sein scheint. Wir sahen (S. 222), daß nach BÜTSCHLI den quellbaren Körpern ein wabiger Bau zukommt. Wenn das richtig ist, werden die Waben im gequollenen Zustand des Körpers mit Flüssigkeit erfüllt sein, im trockenen Zustand aber durch Umsinken der Wände kollabieren. Die Kräfte, die zur Deformation der Wabenwände führen, werden wir jetzt unschwer in dem Kohäsionszug der verdunstenden Wabenflüssigkeit erkennen. Wir können also die einzelne Wabe mit der fibrösen Zelle der Antherenwand vergleichen.



a

b

Fig. 86. Haar von Tillandsia usneoides. Nach MEZ[35]). *a* wassergefüllt, *b* trocken.

Die in dieser Vorlesung besprochenen Erscheinungen haben zwei zusammenfassende Darstellungen durch STEINBRINCK[40]) erfahren. Auf diese sei um so mehr verwiesen, als STEINBRINCK zu der Feststellung der einschlägigen Tatsachen am meisten beigetragen hat.

---

37) STEINBRINCK 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 448.

38) KAMERLING 1898 Bot. Cbl. **73** 369. STEINBRINCK 1899 ff. Ber. Bot. Ges. **17** 170; ebenda **26a** 399; **27** 169; **28** 1 u. 19.

39) MEZ 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 157.

40) STEINBRINCK 1906 Biol. Cbl. **26** 657; 1911 Naturwiss. Rundschau **26** 197.

2. Schleuderbewegungen durch Turgordruck und Wachstum.

Bei der Ausführung der hygroskopischen Bewegungen spielt das Vorhandensein oder Fehlen von Protoplasma keine Rolle; diese Bewegungen können deshalb ebensogut an toten wie an lebenden Organen auftreten. Gewöhnlich aber geht mit dem ersten Eintrocknen eines Gewebes auch das Protoplasma zugrunde, und nur bei Pflanzen, die völlige Austrocknung ertragen, können sich hygroskopische Bewegungen während des Lebens mehrfach wiederholen. Das ist der Fall bei vielen Moosen und unter den höheren Pflanzen bei Selaginella lepidophylla, die sich bezüglich ihrer Gestaltsveränderungen ähnlich verhält, wie die oben genannte Anastatica. Von jetzt an betrachten wir Bewegungen, die nur in der lebenden Pflanze möglich sind, weil sie nicht durch Quellung oder Schrumpfung der Membran zustande kommen und auch nicht auf dem Zug des verdunstenden Füllwassers beruhen; ihre Ursache liegt vielmehr, wenn wir von den lokomotorischen Bewegungen (Kap. 7) absehen, in Veränderungen der Zellen, an denen Membran und lebender Inhalt gleichmäßig beteiligt sind — Veränderungen, die ihre nächsten Ursachen im Turgordruck oder im Wachstum der Zelle haben. Turgordruck und Wachstum sind Erscheinungen, die uns nicht mehr fremd sind. Es wird sich aber empfehlen, zu den bisherigen Darlegungen noch einige Ergänzungen zu geben.

Turgordruck. Unter Turgordruck versteht[41]) man den ganzen auf die Wand ausgeübten Innendruck des Zellinhaltes; gemessen wird er in Atmosphären, d. h. also in Kilogramm pro Quadratzentimeter. Der Turgordruck kann z. B. bei meristematischen, noch vakuolenlosen Zellen durch den Quellungsdruck des Protoplasmas bedingt sein; in den typischen Zellen mit Zellsaftraum ist er ein osmotischer Druck, so daß also für gewöhnlich Turgordruck mit osmotischem Druck identisch ist[42]). Durch den Turgordruck wird die Zellwand gedehnt und sie übt nun ihrerseits einen Druck auf das Zellinnere aus, den man Wanddruck nennt, und der ebenso groß sein muß, wie der Turgordruck. Durch diese beiden Drucke, den Turgordruck einerseits, den Wanddruck andererseits, wird die Zelle straff, turgeszent; unter Turgeszenz verstehen wir den Zustand der Straffheit der Zelle.

Die Bewegungen der Pflanze durch Aenderungen im Turgordruck beruhen nun auf Veränderungen der Zelldimensionen. Mit Zunahme des Druckes verlängert sich die Zelle, mit Abnahme verkürzt sie sich. Ein Maß für die Größe des Turgordruckes kann man erhalten, wenn man die Länge eines turgeszenten Stengels mißt, ihn durch Abtöten oder Plasmolyse seines Turgordruckes beraubt und

41) Ursprung u. Blum 1920 Biol. Cbl. **40** 193.

42) Ursprung u. Blum betonen, daß das nur bei ganz dünnem Protoplasmaschlauch zutreffe. In Wirklichkeit kann aber das Protoplasma beliebig dick sein. Durch den osmotischen Druck des Zellsaftes wird eine Entquellung des Protoplasmas hervorgerufen, die so weit geht, bis der Quellungsdruck des Protoplasmas gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes wird. Es ist klar, daß das Protoplasma dann denselben Druck auf die Zellhaut ausüben muß, und dieser wird als Turgordruck bezeichnet. Genau das gleiche gilt für die Zellmembran, wenn ihre Innenschichten wie bei manchen Meeresalgen stark quellbar sind. Man vgl. H. Walter 1923 Jahrb. wiss. Bot. **62** 148.

dann durch angehängte Gewichte auf die ursprüngliche Länge dehnt. Aus der Größe des nötigen Gewichtes läßt sich der Turgordruck wenigstens annähernd berechnen. So fand DE VRIES[43]), daß ein Blütenstiel von Plantago amplexicaulis von 1 mm Durchmesser sich bei völliger Plasmolyse in 10-proz. Salpeterlösung um 4,9 mm (auf 80 mm) verkürzt, und daß ihn ein Gewicht von 50 g auf die ursprüngliche Länge bringt. Diese Kraft wirkt auf den Querschnitt, also etwa eine Fläche von 0,8 qcm ein. Wenn auf 0,8 qmm 50 g lasten, dann drücken auf 1 qmm etwa 6000 g, d. h. in diesem Fall betrug der Turgordruck 6 Atm. Aus mehreren Gründen kann eine solche Bestimmung nicht sehr genau sein. Da zudem diese Methode wenig bequem ist, so sucht man auf anderem Wege eine Vorstellung über den osmotischen Druck in den Zellen zu gewinnen. Man bedient sich der Plasmolyse; man bestimmt die plasmolytische Grenzkonzentration[44]). So erhält man den osmotischen Wert des Zellsaftes in Gramm-Molekülen von Salpeter oder von Zucker; man spricht demnach auch vom Salpeterwert oder vom Zuckerwert, und man weiß, daß man diesen feststellen kann, ohne jede nähere Kenntnis der osmotisch wirksamen Stoffe im Zellsaft. Um aus dem osmotischen Wert Schlüsse auf den osmotischen Druck zu ziehen, erinnert man sich, daß ein solcher Druck im Osmometer bestimmt werden kann. Ist das Osmometer genügend groß, die Steigröhre des Manometers sehr eng, dann kann man die Verdünnung des Osmometerinhaltes bei Berührung mit Wasser, also bei der Entwicklung eines osmotischen Druckes, ganz vernachlässigen und kann aus der Steighöhe des Manometers direkt die Drucke der zur Verwendung kommenden Zucker- oder Salpeterlösung ablesen. Voraussetzung ist dabei, daß die Wand des Osmometers völlig impermeabel für diese Stoffe ist. Für Zucker fand PFEFFER seinerzeit 50 cm Hg für 1 Proz.[45]), für Kalisalpeter nimmt man heute einen Druck von 4,5 Atm. für 0,1 Mol. an. Bei schwachen Lösungen ist der Druck der Konzentration proportional[46]).

An der Zelle kann man nun kein Manometer anbringen. Hat man auf plasmolytischem Wege ihren Salpeterwert bestimmt, so wird man keineswegs den Schluß ziehen dürfen, daß der dieser Salpeterkonzentration entsprechende Druck in der Zelle herrschte. Der Salpeterwert gibt nur die maximale Höhe an, die der osmotische Druck in dieser Zelle erreichen kann. Bei Abhebung des Protoplasmas von der Zellwand, bei Grenzplasmolyse liegt überhaupt kein osmotischer Druck auf der Zellmembran. Erst wenn die Zelle mit Wasser in Berührung kommt, entwickelt sich dieser[47]). Nehmen

---

43) DE VRIES 1877 Unters. über d. Urs. d. Zellstreckung. Halle. S. 118.

44) Die Ermittlung des osmotischen Wertes durch Bestimmung der plasmolytischen Grenzkonzentration ist nicht immer leicht, weil oft gerade die Anfänge der Plasmolyse übersehen werden. Deshalb ist es von Interesse, zu wissen, daß HÖFLER eine Methode ausgearbeitet hat, um aus den Volumänderungen, die an völlig von der Membran abgehobenen Protoplasten durch stärkere Lösungen entstehen, den Salpeterwert festzustellen. HÖFLER 1918 Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **95**.

45) PFEFFER 1877 Osmot. Untersuchungen.

46) Eine Tabelle über die osmotischen Drucke verschieden konzentrierter Zuckerlösungen gibt URSPRUNG 1916 Ber. Bot. Ges. **34** 533.

47) Eine Lösung kann nur dann einen osmotischen Druck entwickeln, wenn sie durch eine semipermeable Membran von einer andern Flüssigkeit getrennt ist. Wenn in der physiko-chemischen und in der physiologischen Literatur auch von

wir zunächst einmal an, die Zellwand sei so fest, daß sie auch beim Maximaldruck keine Dehnung erfahre, dann bleibt bei der Berührung mit Wasser die Zellsaftkonzentration ungeändert, und der maximale osmotische Druck kann sich entwickeln, wenn die Zelle in Wasser taucht; wenn sie aber von Nachbarzellen umgeben ist, entwickelt sich nur ein geringerer Druck, dessen Höhe in diesem Fall nicht ohne weiteres bestimmbar ist. — Unsere Annahme aber, daß die Zellmembran gar nicht dehnbar sei, trifft vielleicht für keine Zelle völlig zu, jedenfalls gerade für die Zellen nicht, die uns jetzt besonders interessieren, die eben, weil sie den Schwankungen ihres osmotischen Druckes durch Größenänderungen folgen, zu Bewegungen führen. Wenn nun aber die Zelle sich ausdehnt bei der Entwicklung eines osmotischen Druckes, so wird sofort ihr Zellsaft verdünnt, und demnach kann er den maximalen osmotischen Druck nicht entfalten.

Nehmen wir, um ein Beispiel zu geben, an, wir hätten eine im Wasser lebende Zelle gemessen. Sie soll sich bei Ausführung der Plasmolyse auf die Hälfte ihrer Länge zusammenziehen, ihren Querdurchmesser aber nicht ändern. Dann war also ursprünglich der Salpeterwert des Zellsaftes nur halb so groß, als wir ihn bei Grenzplasmolyse fanden. Der diesem Salpeterwert entsprechende osmotische Druck herrscht also in der turgeszenten Zelle und nicht etwa der dem plasmolytischen Grenzwert entsprechende (doppelt so große). Nehmen wir zweitens an, wir hätten eine Zelle im Gewebeverband. Wir bestimmen 1) ihr Volum im Gewebeverband (V Gewebe), 2) ihr Volum nach Plasmolyse (V Plasm), 3) ihr Volum nach völliger Wassersättigung (V Wasser). Der Salpeterwert dieser Zelle im Zustand der Plasmolyse (S Plasm.) kann direkt bestimmt werden. Durch Rechnung wird dann der Salpeterwert bei Wassersättigung (S Wasser) gefunden:

$$\frac{\text{V (Plasm.)}}{\text{V (Wasser)}} = \frac{\text{S (Wasser)}}{\text{S (Plasm.)}}$$

Um den Salpeterwert der ursprünglichen Zelle im Gewebeverband zu finden, rechnet man:

$$\frac{\text{V (Gewebe)}}{\text{V (Plasm.)}} = \frac{\text{S (Plasm.)}}{\text{S (Gewebe)}}$$

Ursprung und Blum[48]) haben bei den Markzellen von Impatiens die verschiedenen in Betracht kommenden Werte bestimmt. Zunächst wurde der osmotische Druck bei Grenzplasmolyse zu 0,38 Mol. Rohrzucker gefunden. Dann wurden die Volumina der Zellen 1) im Gewebeverband, 2) bei Grenzplasmolyse, 3) nach völliger Wassersättigung festgestellt, wobei diese Zellen als Zylinder betrachtet werden konnten. In willkürlichen Einheiten ergaben diese drei Werte:

1) 14 122 2) 13 209 3) 14 779

Daraus kann der osmotische Wert im Gewebeverband zu 0,35 und bei Wassersättigung zu 0,34 berechnet werden. Nunmehr konnte erst der Turgordruck ermittelt werden. Er beträgt bei Wassersättigung nach der Tabelle von Ursprung[46]) 9,3 Atm., und er ist bei Grenzplasmolyse natürlich 0,0 Atm. Sein Wert im Gewebeverband wird gefunden unter der Voraussetzung, daß die Volumzunahme im Gewebeverband sich zur Volumzunahme bei Wassersättigung wie die entsprechenden osmotischen Drucke verhält. Das gibt $\frac{913 \times 9{,}5}{1570} = 5{,}5$ Atm.

Es ist anzunehmen, daß ein derartiger Druck von 5,5 Atm. eine ganz gewöhnliche Erscheinung bei Pflanzenzellen ist, und daß häufig sehr viel höhere Drucke vorkommen. Etwas Sicheres über diese wissen wir aber im allgemeinen nicht, weil Bestimmungen in der eben dargelegten Weise nicht ausgeführt worden sind[49]).

---

einem osmotischen Druck in einer Lösung an sich die Rede ist, so soll das heißen, die betr. Lösung wäre imstande, einen osmotischen Druck von der angegebenen Höhe zu entwickeln, wenn sie unter die Bedingungen zur Entwicklung osmotischen Druckes gebracht würde.

48) Ursprung u. Blum 1920 Biol. Cbl. **40** 203.

49) Die ausgedehnten Untersuchungen von Ursprung u. Blum (Ber. Bot. Ges. 1916 **34** 539; 1918 **36** 577 u. 599; 1919 **37** 453) haben gezeigt, daß allgemein die Zellen im Gewebeverband eine Saugkraft besitzen, d. h. daß sie

In der Literatur findet man freilich zahllose Angaben über die Größe des osmotischen Druckes. Sie sind alle in der Weise gewonnen, daß man zu dem osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse, der, an der Pflanze bestimmt wurde, den maximalen osmotischen Druck aus einer Tabelle entnommen hat. Manchmal ist wenigstens eine Korrektur angebracht, insofern die Volumverkleinerung bei der Plasmolyse berücksichtigt wurde, manchmal fehlt auch diese. In Wirklichkeit haben also nur die solchen Bestimmungen zugrunde liegenden plasmolytischen Versuche Wert, die Angaben von Drucken aber durchaus nicht. Immerhin gewährt die Größe des osmotischen Wertes einen gewissen Einblick in die Größe des Turgordrucks. Zellen, deren Membran gleich dehnbar ist, werden einen um so höheren osmotischen Druck geben können, je höher ihr osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse ist. Von diesem Gesichtspunkt aus mögen einige Angaben über die osmotischen Werte einiger Zellen hier Platz finden.

Im allgemeinen findet man bei Land- und Süßwasserpflanzen 0,15—0,3 Mol. KNO_3 [50]); ein Salpeterwert unter 0,1 Mol. KNO_3 wird selbst bei Hungerzuständen nicht erreicht; im Jungholz von Pinus und Populus wurde 0,5 [51]), in der Zwiebel und der Zuckerrübe 0,5 bis 0,56 [52]), in den Markstrahlen von Pinus 0,7 [51]), in den Knoten der Gräser 0,8—1,2 [53]), in den Blättern der Mangrovepflanze bis zu 1,5 [54]), in gewissen Wüstenpflanzen sogar bis zu 3,0 Mol. KNO_3 [55]) gefunden.

Der osmotische Wert ist in benachbarten Zellen keineswegs gleich; selbst innerhalb e i n e s Gewebes finden sich sehr beträchtliche Schwankungen bzw. Regulationen. Wenn eine Zelle wächst, so muß ja mit der Wasseraufnahme eine Verdünnung des Zellsaftes, also eine Abnahme des osmotischen Wertes eintreten; wenn eine solche im allgemeinen nicht oder nicht dauernd nachzuweisen ist, so liegt das eben daran, daß eine Neubildung osmotisch wirksamer Substanz stattfindet, die rasch zur Wiederherstellung der alten Verhältnisse führt. Vor allem aber wirken zahlreiche Außenfaktoren [56]) auf den osmotischen Wert des Zellsaftes ein. Am auffallendsten sind die Regulationen, wenn die Zellen in konzentrierten Substraten kultiviert werden; während höhere Pflanzen nur ein sehr begrenztes Anpassungsvermögen an stärkere Substratkonzentrationen besitzen, verhalten sich die Schimmelpilze in dieser Hinsicht ganz anders. Eschenhagen [57]) zeigte, daß Aspergillus niger, Penicillium glaucum und Botrytis cinerea auf Glukoselösungen von 51—55 Proz., auf Glyzerinlösungen von 37—43 Proz. und auf Kochsalzlösungen von 12—18 Proz. noch zu wachsen vermögen. Raciborski [58]) sah auf völlig konzentrierten Kochsalzlösungen bei Aspergillus glaucus noch Wachstum eintreten, und eine Torula wuchs sogar noch auf konzentriertem Chlorlithium. Da nun der osmotische Wert des Zellsaftes den der Umgebung übersteigen muß, so werden die Zellen

---

nicht wassergesättigt sind, somit keineswegs den maximalen osmotischen Druck besitzen, den sie erlangen können.

50) Stange 1892 Bot. Ztg. **50** 253. de Vries Jahrb. wiss. Bot. **14** 556. Pfeffer Physiologie **1** 121.

51) Wieler 1887 Jahrb. wiss. Bot. **18** 82.

52) Pfeffer Physiologie **1** 121.

53) Pfeffer 1893 Druck- und Arbeitsleistung. Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **20**.

54) Faber 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 277.

55) Fitting 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 209.

56) Blum 1916 Beihefte z. Bot. Cbl. I **33** 339.

57) Eschenhagen 1889 Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf Schimmelpilze. Diss. Leipzig.

58) Raciborski 1905 Bull. Acad. Crac. S. 461.

dieser Pilze ungewöhnlich hohe osmotische Werte haben. In manchen Fällen dürften solche hohe osmotische Werte durch Eindringen der Nährlösung in die Zelle verursacht sein; insbesondere Bakterien und Cyanophyceen haben ein sehr permeables Protoplasma. Andererseits erfolgt vielfach auch Bildung osmotisch wirksamer Substanz im Zellinnern. Die chemische Natur der dabei entstehenden Stoffe ist noch ganz unklar[59]). Eine derartig hohe Innenkonzentration ist natürlich nur dann möglich, wenn auch die Außenflüssigkeit einen starken osmotischen Wert hat; bringt man eine Zelle, die bisher etwa in einer hochkonzentrierten Zuckerlösung gelebt hat, in Wasser, so wird jetzt ein sehr hoher osmotischer Druck entstehen und mit seiner ganzen Größe einseitig auf der Wand lasten, so daß diese platzt. Wie wir alsbald zeigen werden, kommt ein solches Zersprengen der Membran durch den osmotischen Druck in einigen Fällen im normalen Entwicklungsgang der Pflanze vor; im allgemeinen aber wird der osmotische Druck so reguliert, daß er nur zu einer Spannung der Zellhaut innerhalb ihrer Elastizitätsgrenze führt.

Fragen wir nun nach der Bedeutung des osmotischen Druckes. In vielen Fällen, z. B. gerade bei Rübe und Zwiebel, wird man ihn als eine Nebenwirkung der Anhäufung großer Mengen von Reservestoffen betrachten und sogar geneigt sein, diese Nebenwirkung für eine unerwünschte zu halten, da die meisten Reservestoffbehälter das Bestreben haben, die osmotische Wirkung ihres Inhaltes durch Umwandlung in hochmolekulare und unlösliche Verbindungen (z. B. Stärke) aufzuheben. Zweifellos hat aber in anderen Fällen die Pflanze von einem hohen osmotischen Druck Nutzen. Auch wenn wir ganz davon absehen, daß der osmotische Druck im allgemeinen das Wachstum zu unterstützen scheint, müssen wir ihm eine wichtige Rolle zuschreiben, da tatsächlich jugendliche Zellen nur durch ihn eine gewisse unentbehrliche Festigkeit erlangen. Wie das möglich ist, ist leicht einzusehen. Der Druck dehnt die zarten Häute; die Dehnung geht so weit, bis die elastische Gegenwirkung der Haut dem Turgordruck gleichkommt; die gedehnte Haut aber widerstrebt jeder weiteren Deformation energischer wie zuvor, sie ist also fester. Die Zunahme der Festigkeit mit der Dehnung wird gut illustriert durch das Verhalten eines dünnwandigen Kautschukballons, der im aufgeblasenen Zustand sehr formbeständig, ohne Spannung seiner Wand aber sehr wenig fest ist. Die Verwendung dieser Festigkeit ist nun aber im Pflanzenreich eine beschränkte; wir finden sie bei niederen Organismen, die im Wasser leben oder nur in feuchter Luft fortkommen; bei den höheren Pflanzen tritt sie uns ganz überwiegend in den jungen, noch wachstumsfähigen Teilen entgegen; später übernimmt die sich verdickende Wand die Festigung in der Pflanze. Im allgemeinen sind demnach die spezifisch mechanischen Elemente der Pflanze durch derbe Membranen ausgezeichnet; daß aber auch bei ihnen gelegentlich dünne Wände in Verbindung mit hohem osmotischen Druck vorkommen, hat Correns[60]) an den Haaren von Aristolochia gezeigt, deren dünnwandige

59) Heinsius von Mayenburg 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 381. Pantanelli 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 303. Raciborski 1905 zit. in 58.

60) Correns (1891 Jahrb. wiss. Bot. **22** 161) gibt $7^1/_2$ Proz. KNO_3 an. Diese Angabe muß verkleinert werden, da die Zelle sich vor der Plasmolyse um 20—30 Proz. verkürzt.

Gelenkzelle einen Salpeterwert von etwa 5 Proz. aufweist und dementsprechend einen hohen Turgordruck entwickeln kann, der ihr dann eine bedeutende Festigkeit verleiht. Die Verwendung gespannter dünner Häute an Stelle von derbwandigen, spannungslosen erklärt sich für die wachsenden Teile der Pflanze dadurch, daß eben derbe Zellhäute meist wachstumsunfähig sind. Freilich hat die Verwendung des Turgordruckes zur Festigung für die jungen Teile auch ihre Gefahren; an jedem warmen Sommertag sieht man diese welk werden; dann ist ihre Festigkeit durch zu großen Wasserverlust vernichtet.

Von Interesse ist jetzt für uns, zu sehen, wie stark die Zellwände in der Pflanze osmotisch gedehnt sein können. Man stellt das fest, indem man die Verkürzung mißt, die bei der Aufhebung des Turgors eintritt. Den Turgor aber hebt man durch Anwelken, durch Töten in heißem Wasser oder endlich durch Plasmolysieren auf. Es zeigt sich dann, daß alle wachsenden Zellwände in der Pflanze stark gedehnt sind; in der Regel treten mit Aufhebung des Turgordruckes Verkürzungen von 3—20 Proz. auf, im Durchschnitt etwa 10 Proz.[61]). Eine besonders starke Verkürzung bis zu 40 Proz. tritt an den Stielen von Coprinus auf[62]).

Bei erwachsenen Zellen ist die Dehnbarkeit der Zellhaut in der Regel eine so geringe, daß eine nennenswerte Kontraktion bei der Plasmolyse nicht zustande kommt. An Ausnahmen fehlt es freilich nicht; es gibt ausgewachsene Zellen, die sich sogar durch hochgradig dehnbare Wände auszeichnen. Wir werden solche z. B. in den Blattgelenken kennen lernen und erfahren, welche wichtige Rolle sie bei den Bewegungen vieler Blätter spielen. An dieser Stelle sei nur erwähnt, daß solche Zellen auch bei gewissen Staubgefäßen, so namentlich denen der Cynareen, vorkommen; ja diese Zellen sind sogar wohl die dehnbarsten im ganzen Pflanzenreich, denn PFEFFER[63]) fand, daß sie sich bei der Plasmolyse auf die Hälfte ihrer bisherigen Länge kontrahieren. Auch die schon einmal genannten Gelenkzellen der Aristolochiahaare[60]) sind sehr stark dehnbar; sie nehmen durch den osmotischen Druck um ca. 30 Proz. an Länge zu und können mechanisch um weitere 30 Proz. gedehnt werden, ohne daß eine bleibende Deformation eintritt.

Bewegungen. Aus der geschilderten Wirkung des osmotischen Druckes auf die Zellhaut ergibt sich ohne weiteres die Möglichkeit von Bewegungen, die durch diesen Druck zustande kommen. Betrachten wir zunächst die einzelne Zelle, so kann an ihr eine einfache Verlängerung, also eine geradlinige Bewegung eintreten, wenn entweder der osmotische Druck, oder wenn die Dehnbarkeit der Membran zunimmt. Entsprechendes gilt bei Abnahme des osmotischen Druckes bzw. der Dehnbarkeit der Haut; die Zelle verkürzt sich geradlinig. Ist aber die Zellmembran nicht ringsum gleich beschaffen, so wird eine Aenderung im osmotischen Druck stets zu einer Gestaltsveränderung führen. Das bekannteste derartige Vorkommnis liefern

---

61) DE VRIES 1877 Unters. über die mech. Ursachen der Zellstreckung. Leipzig. SCHWENDENER u. KRABBE 1893 Jahrb. wiss. Bot. **25** 323. Nach TRÖNDLE 1917 Züricher Vierteljahrschr. **62** 371 ist die Verkürzung nach Plasmolyse stark verschieden von der nach Abkochen. Bei letzterer soll die Elastizität der Zellwand geändert werden.

62) KNOLL 1909 Sitzber. Wien. Akad. **118** I 576.

63) PFEFFER 1892 Energetik. (Abh. Kgl. Ges. d. Wiss. Leipzig **18** 166).

uns die Bewegungen der Spaltöffnungen, die schon früher besprochen werden mußten. Jeder Blick auf eine Abbildung einer Spaltöffnung zeigt, daß in ihren Schließzellen die Konvexseite eine dünnere und darum dehnbarere Membran besitzt, als die Konkavseite. Bei Zunahme des osmotischen Druckes verstärkt sich also die schon bestehende Krümmung in der Zelle. Man kann sich leicht vorstellen, daß durch passende Anbringung resistenter Membranteile eine zylindrische Zelle mit Zunahme ihres Innendrucks nicht nur eine einfache Krümmung, sondern auch Torsionen und Windungen machen könnte, wie sie in Fig. 79 (S. 219) dargestellt sind; die in der Natur vorkommenden gedrehten und gewundenen Zellen verdanken ihre Gestalt aber wohl kaum je dem osmotischen Druck, sondern stets Wachstumsvorgängen.

Viel häufiger als an Einzelzellen kommen durch Turgeszenzänderung bedingte Bewegungen bei vielzelligen Geweben vor. Indem hier die einzelnen Zellen ungleich osmotisch gedehnt werden, kommt es zu den so verbreiteten Gewebespannungen, von denen schon in Kapitel 1 (S. 18) die Rede war. In den früher erwähnten Fällen handelte es sich um Stengel oder ähnliche Gebilde, deren zentrale Teile ein stärkeres Verlängerungsbestreben hatten, als die peripheren; die Folge war eine Dehnung der peripheren Teile, eine Kompression des Zentrums, und die Gesamtlänge des Organs ergab sich aus der Resultante zwischen diesen entgegengesetzten Bestrebungen der Teile.

Solange nun die antagonistisch wirksamen Teile in der Weise verteilt sind wie im normal wachsenden Stengel, kann mit jedem Wechsel der Turgordehnung wohl eine Aenderung der Länge des ganzen Organs zustande kommen, aber niemals eine Krümmung, Drehung etc. Die Bedeutung solcher Spannungen, die sehr weit verbreitet sind, dürfte eine rein mechanische sein; denn so gut wie die Turgorspannung die Einzelzelle festigt, so wird ein Stengel auch durch die Gewebespannung gefestigt.

Im typischen Stengel etc. sind also die nach Isolierung sich verkürzenden Gewebe allseits gleichmäßig um den komprimierten Zentralteil angeordnet. Soweit diese gleichmäßige Verteilung aufhört, treten Krümmungen ein. In der Natur kommen diese außerordentlich häufig vor, wenn die eine Längshälfte des betreffenden Organs an Turgorkraft gewinnt oder verliert. Im Experiment kann man eine solche Krümmung durch Gewebespannung ungemein leicht erzielen, wenn man einen wachsenden Stengelteil (etwa einen Blütenstiel von Taraxacum, vgl. S. 18, Fig. 13) der Länge nach spaltet; die inneren Teile können ihrem Ausdehnungsbestreben folgen und werden konvex; die äußeren verkürzen sich und werden konkav.

Bewegungen, die durch den Turgor vermittelt werden, können offenbar rückgängig gemacht werden, wenn ihre Ursache rückgängig gemacht wird; die Dehnungen der Zellmembranen sind ja elastische. Solche Bewegungen nennt man Variationsbewegungen und stellt sie in Gegensatz zu den Wachstums- oder Nutationsbewegungen. Diese pflegen zwar auch mit osmotischer Dehnung zu beginnen und sind deshalb in den ersten Stadien durch Plasmolyse rückgängig zu machen; nach kurzer Zeit ist aber die osmotisch gedehnte Membran gewachsen, also dauernd verlängert, und damit ist die betreffende Bewegung fixiert. Die Be-

wegung durch Wachstum kann wie die durch Turgor eine geradlinige Verlängerung, eine Krümmung, Torsion etc. sein. Hierauf näher einzugehen, hat keinen Zweck, da die Analogie mit den Variationsbewegungen eine vollkommene ist. (Ueber das Wachstum selbst vgl. man Kap. 1). Dagegen dürften noch einige Bemerkungen allgemeiner Natur hier am Platze sein.

Bei allen Bewegungen, ob diese nun durch Wachstum oder Turgor vermittelt werden, bedarf es eines gewissen Aufwandes an Energie zur Ueberwindung äußerer und innerer Widerstände. Während die inneren Widerstände wenig bekannt sind, verdanken wir Pfeffer[5]) eine eingehende Experimentaluntersuchung über die äußeren. Sie können außerordentlich gering sein, wenn die Pflanze geradlinig in Wasser oder Luft wächst, sie nehmen aber hohe Werte an, z. B. wenn die Wurzel in den Boden eindringt und Erde oder gar Felsen auseinandertreibt. Auch bei Krümmungen muß oft bedeutende Arbeit geleistet werden; diese wird um so größer, je mehr die Krümmungszone basal liegt, je größer also die Last des passiv aufzurichtenden Pflanzenendes ist.

Daß die Energie zu solchen Leistungen bei Variationsbewegungen nur durch den osmotischen Druck geliefert wird, leuchtet ein. Da aber beim Flächenwachstum der Zellhaut, wie früher besprochen wurde, durch Ausscheidungsenergie ungleich größere Kräfte entwickelt werden, als durch den osmotischen Druck, so könnte man denken, diese Ausscheidungsenergie spiele auch bei den Außenleistungen wachsender Pflanzen eine bedeutende Rolle. Nach den Untersuchungen Pfeffers kommen jedoch diese Außenleistungen ausschließlich durch den Turgordruck zustande, die Pflanze vermag aber den vollen Turgordruck auf die Ueberwindung von Widerständen zu verwenden.

Ohne auf Details einzugehen, erwähnen wir nur, daß Pfeffer durch Eingipsen der Pflanzenteile für eine gute, überall anliegende Widerlage sorgte, und daß er dann durch geeignete Apparate den Druck bestimmen konnte, der den von der Pflanze zur Entfernung der Widerlage aufgewendeten Druck äquilibrierte. Die so gemessenen Außendrucke der Pflanze erreichen oft Werte bis zu 12 Atmosphären.

Solange die Zelle von außen her keinen Widerstand in ihrem Ausdehnungsbestreben findet, verwendet sie den ganzen osmotischen Druck zur Dehnung der Membran. Nach dem Eingipsen wird aber die gedehnte Wand durch Wachstum entspannt, und in dem Maße, wie die Entspannung der Membran fortschreitet, wird der osmotische Druck auf die Widerlage übertragen. Nach völliger Entspannung kann also endlich der gesamte Innendruck zur Leistung äußerer Arbeit verwendet werden, und in manchen Fällen schreitet mit der Zunahme des Widerstandes nicht nur die Entspannung der Zellwand bis zum Endziel vor, sondern es kommt sogar zu einer Steigerung des osmotischen Druckes über sein Normalmaß.

Schleuderbewegungen.

Als eine erste Gruppe von Bewegungserscheinungen betrachten wir die Schleuderbewegungen, die an reifenden Früchten, an Sporen etc. stattfinden. Diese Bewegungen sind habituell dadurch ausgezeichnet, daß sie sehr plötzlich eintreten. Und die Schnelligkeit wird in der Weise ermöglicht, daß zunächst nur Spannungen

zwischen Geweben, Zellen oder Zellteilen ausgebildet werden, die sich dann in einem Augenblick ausgleichen. Dieselbe Erscheinung haben wir schon bei den hygroskopischen Bewegungen kennen gelernt, wo neben den langsamen, mit jeder Wasserzufuhr oder Wasserabnahme sich wiederholenden Schwingungen auch ruckweise Bewegungen auftreten. Gerade die erste Oeffnung der trockenen Kapseln pflegt durch Ausgleich von Spannungen plötzlich zu erfolgen, und nicht selten werden dabei Teile der Fruchtwand oder die Samen weggeschleudert. Die jetzt zu besprechenden Schleuderbewegungen sind in biologischer Hinsicht diesen Bewegungen trockener Früchte direkt an die Seite zu stellen. Sie stehen ihnen aber auch in Beziehung auf die Mechanik ihrer Ausführung nahe; der Unterschied liegt nur darin, daß die Spannungen bei den früher beobachteten Erscheinungen durch Quellung der Membran oder Kohäsion des Füllwassers bedingt sind, während sie bei den jetzt zu besprechenden auf osmotischem Druck beruhen.

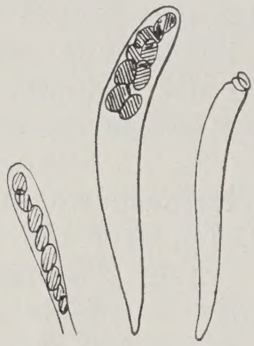


Fig. 87. Ascobolus furfuraceus. *I* Junger Ascus. *II* Reifer Ascus. *III* Entleerter Ascus. Vergr. 150. Nach DE BARY [64]).

Wir beginnen mit Fällen, in denen die Spannung in einer einzelnen Zelle auftritt, zunächst mit den Sporenschläuchen (Asci) der Ascomyceten [64]), als deren ersten Vertreter wir einen Ascobolus betrachten. Die Asci (Fig. 87 *I*), sind langgestreckte Zellen, die in ihrem Innern acht junge Zellen, die Sporen, erzeugt haben, daneben aber noch die normalen Zellbestandteile besitzen: ein wandständiges Protoplasma von oft sehr geringer Mächtigkeit und einen osmotisch wirksamen Zellsaft. Die Asci sind zu vielen Tausenden in einer Fläche (dem Hymenium) vereinigt und mit sterilen, schmalen Zellen (Paraphysen) untermischt. Bei der Reife des Ascus tritt nun offenbar eine bedeutende Zunahme seines osmotischen Druckes und dadurch eine Größenzunahme ein (Fig. 87 *II*), die in Längs- und Querrichtung leicht zu dem Doppelten der ursprünglichen Dimensionen führen kann. Wird der Ascus angeschnitten oder plasmolysiert, so zieht er sich auf seine anfängliche Größe zurück, und damit ist bewiesen, daß die Vergrößerung nicht auf Wachstum beruht. Im Verlaufe der natürlichen Entwicklung aber kommt schließlich ein Moment, in dem eine zirkumskripte Wandpartie an der Ascusspitze dem Druck des Inhaltes nicht mehr widerstehen kann und platzt (Fig. 87 *III*). Durch das entstandene Loch wird unter dem Druck der elastisch sich kontrahierenden Membran der ganze Zellinhalt in die Luft geschleudert, bei Ascobolus oft 7 und mehr Zentimeter, bei Sordaria fimiseda sogar 15 cm hoch; die Wand selbst schnurrt dabei auf ihre frühere Größe zurück. Bei Ascobolus pflegt eine große Anzahl Asci zu gleicher Tageszeit, nämlich zwischen 1 und 3 Uhr nachmittags, zu platzen, nachdem schon am Abend zuvor die Streckung und mit ihr ein Heraustreten aus der Hymenialfläche begonnen hat. Die Ejakulation erfolgt um diese Zeit auf ganz geringe Erschütterungen hin, die vermutlich in der Weise wirksam sind, daß sie eine kleine Biegung des Ascus herbeiführen und damit

64) Vgl. DE BARY 1884 Morphologie u. Biologie d. Pilze. Leipzig.

die Spannung der Membran über die Leistungsfähigkeit der Spitzenpartie steigern. Es kann kaum bezweifelt werden, daß auch ohne solche Erschütterungen endlich die Schleuderbewegung erfolgen würde. — Die bestimmte Periodizität in den Ausschleuderungen von Sporen, die sich in einem Hymenium tagelang wiederholen, hängt offenbar mit dem Licht zusammen, worauf wir hier nicht eingehen können[65]. Auch weitere Details in der Art des Oeffnens der Asci können wir nicht besprechen; nicht überall erfolgt die Oeffnung wie bei Ascobolus mit einem Deckel.

Ein gewisses Interesse aber beanspruchen noch diejenigen Asci, bei denen die Sporen einzeln, eine nach der anderen, ausgeschleudert werden. So verhalten sich manche Pyrenomyceten, z. B. Sphaeria scirpi[66]. Vor Beginn der Sporenausschleuderung tritt hier schon eine plötzliche Streckung des Ascus auf die dreifache Länge ein; sie kommt dadurch zustande, daß eine äußere Lamelle der Ascuswand durchrissen wird und zusammenschrumpft, während die innere Lamelle sich dehnt (Fig. 88); es bestand also eine Spannung zwischen zwei zuvor nicht unterscheidbaren Wandschichten. Bei der starken Dehnung des Ascus rücken die Sporen, die hier mehrzellig sind, nach

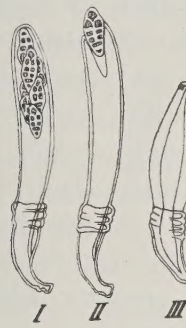


Fig. 88.

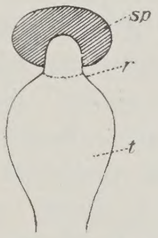


Fig. 89.

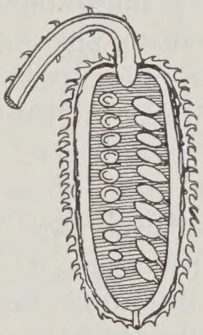


Fig. 90.

Fig. 88. Sphaeria scirpi. *I* Gestreckter Ascus; die äußere Haut durchrissen. *II* Die letzte Spore noch unausgeschleudert. *III* Leerer Ascus. Nach PFEFFER, Pflanzenphys., 1. Aufl.

Fig. 89. Pilobolus. Schematischer Längsschnitt. *t* oberes Ende der Trägerzelle, *r* Rißstelle, *Sp* Sporangium. Nach DE BARY[65].

Fig. 90. Frucht von Ecballium Elaterium. Im Längsschnitt.

der Spitze vor, und bald wird die oberste durch eine Oeffnung ausgeschleudert. Bei der dabei stattfindenden Kontraktion verkürzt sich der Ascus nur wenig, denn die nächste Spore verschließt alsbald die Oeffnung wieder und macht einen weiteren Austritt des Zellinhaltes unmöglich. Nunmehr erfolgt erneute Zunahme des Druckes im Innern des Ascus, bis auch die zweite Spore aus der engen Oeffnung ausgetreten ist etc. Erst nach völliger Entleerung verkürzt sich der Ascus sehr beträchtlich, zugleich aber zeigt sich seine Membran auffallend gequollen, und deshalb ist es sehr wahrscheinlich, daß hier das Ausschleudern nicht durch den osmotischen Druck oder wenigstens nicht durch ihn allein bewirkt wird, sondern daß die Quellung der Zellmembran bei diesem Prozeß mitbeteiligt ist. Auch bei vielen anderen niederen Organismen werden die Sporen durch Aufquellen bestimmter Wandteile aus ihren Mutterzellen ausgepreßt.

65) Nach FALCK (1916) Mykol. Unters. u. Ber. II S. 77) soll die Wärme die Sporenausschleuderung bedingen. Diese Arbeit ist mir nur aus dem Referat im Bot. Cbl. 135 53 bekannt.

66) PRINGSHEIM 1858 Jahrb. wiss. Bot. 1 189.

Osmotische Wirkungen sind aber zweifellos im Spiel bei der Abschleuderung der Sporen von Empusa und Verwandten und der Sporangien von Pilobolus. Wir halten uns an die bei Pilobolus crystallinus gegebenen Verhältnisse[64]). Da findet sich eine Trägerzelle (*t*, Fig. 89) die stark angeschwollen ist und mit ihrem Ende in das ihr aufsitzende Sporangium (*sp*) hineingewölbt ist. Hat der osmotische Druck in dem Träger eine gewisse Höhe erreicht, so reißt dessen Membran an der Stelle *r* mit ringförmigem Riß auf, und sein Inhalt wird unter Kontraktion der Wand genau in der gleichen Weise ausgeschleudert, wie der des Ascus von Ascobolus. Die ausspritzende Flüssigkeit trifft aber hier auf das Sporangium und treibt dieses eventuell bis zu einem Meter hoch in die Luft.

Eine Reihe von weiteren Beispielen soll zur Illustration von Schleuderbewegungen dienen, bei denen nicht eine einzelne Zelle, sondern viele Zellen, die zur Erzielung der Bewegung nötigen Spannungen herstellen. Die Einrichtung, die wir z. B. bei der Spritzgurke (Ecballium Elaterium) antreffen[67]), erinnert freilich noch vollkommen an den Schleudermechanismus von Ascobolus. Die länglich-eiförmige Frucht (Fig. 90) wendet durch eine Krümmung ihres Stieles die Basis nach oben. Sie besteht aus einer Wand, die aus vielen Zellschichten zusammengesetzt ist, und aus einem schleimigen Inhalt, der die Samen umschließt. Wenn die Frucht reif ist, was sich äußerlich an ihrer beginnenden Gelbfärbung erkennen läßt, lockert sich das an den Fruchtstiel anschließende Stück der Fruchtwand und wird dann auf eine leise Berührung der Frucht hin, schließlich wohl auch ohne weiteres Zutun, wie der Kork aus einer Champagnerflasche ausgeschleudert. Gleichzeitig entleert sich der schleimige Inhalt der Frucht mit den Samen, und diese werden mit großer Gewalt auf weite Entfernungen fortgeschleudert. Daß sich die Fruchtwand bei diesem Prozeß kontrahiert, kann man direkt sehen; Messungen bestätigen es außerdem. So wurde in einer noch nicht ganz reifen Frucht eine Kontraktion in der Längsrichtung von 100 auf 86, in der Quere von 100 auf 84 konstatiert; wahrscheinlich würde an ganz reifen Exemplaren die Verkürzung noch ausgiebiger ausfallen, doch lassen sich an solchen, weil sie leicht explodieren, nicht gut Messungen ausführen. Es muß also zuvor eine Spannung der Fruchtwand bestanden haben.

Diese beruht nach Guttenberg[68]) darauf, daß eine Innenschicht der Fruchtwand, die aus derbwandigen Zellen aufgebaut ist, durch den Turgordruck der Innenzellen gespannt wird. Das, was eben als schleimiger Inhalt der Frucht in der Umgebung der Samen bezeichnet wurde, besteht aus zum Teil recht großen, plasmaarmen und zellsaftreichen Parenchymzellen, in denen ein osmotischer Wert von mehr als 10 Proz. KNO_3 nachzuweisen ist. Dementsprechend müssen diese Zellen einen sehr ansehnlichen Turgordruck erzeugen können.

In der Mehrzahl der Fälle freilich kommt die Spannung in anderer Weise zustande, nämlich durch das verschiedene Ausdehnungsbestreben differenter Zellagen, kurz gesagt, durch Gewebespannung. Als erstes Beispiel betrachten wir Impatiens[69]). Der

67) Hildebrand 1873 Jahrb. wiss. Bot. **9** 235.
68) v. Guttenberg 1915 Ber. Bot. Ges. **33** 20.
69) Eichholz 1885 Jahrb. wiss. Bot. **17** 543. An Impatiens schließt sich auch Lathraea an (Heinricher 1892 Sitzber. Wien. Akad. **101** (I) 423).

Fruchtknoten ist fünffächerig, die Samen sitzen an der zentralen Placenta. Zur Reifezeit lösen sich die fünf dünnen Scheidewände sowohl von der Placenta wie von der äußeren Fruchtwand los, und letztere trennt sich in fünf Klappen, deren jede vom Ansatz einer Scheidewand bis zu dem der nächsten reicht. An der völlig ausgereiften Frucht genügt nun eine leise Berührung, um eine Isolierung der fünf Klappen herbeizuführen, und jede derselben rollt sich, am unteren Ende beginnend, plötzlich uhrfederartig ein, stößt dabei an die Samen, und schleudert diese weg. Versucht man die aufgerollte Klappe wieder geradezubiegen, so bricht sie quer durch, plasmolysiert man sie aber, so hat jeder Widerstand gegen das Zurückbringen in die alte Lage aufgehört. Damit ist schon erwiesen, daß es sich um eine osmotische Erscheinung handelt, und nähere Untersuchung ergibt denn auch, daß eine unter der äußeren Epidermis gelegene Parenchymreihe als Schwellschicht funktioniert, der die inneren Zellmassen als Widerlage dienen. In der intakten Frucht ist demnach die Schwellschicht stark positiv gespannt, sie strebt sich zu verlängern, und sie kann eine Verlängerung nach Isolierung der Klappen leicht ausführen, weil ihre Zellen sehr dehnbare Membranen und einen relativ hohen Salpeterwert (2,5 Proz.) haben. Ob die inneren Schichten der Wand den gleichen Druck, aber weniger dehnbare Membranen besitzen, oder ob auch ihr Turgordruck ein geringerer ist, scheint nicht untersucht zu sein; eine Differenz in der Dehnbarkeit der Membranen genügt ja tatsächlich zur Erzielung des Resultates.

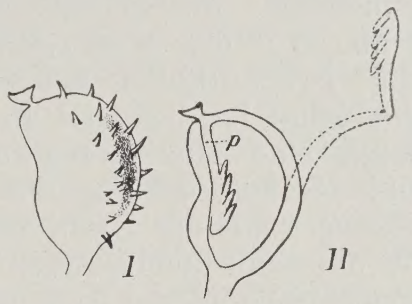


Fig. 91. Frucht von Cyclanthera explodens. *I* **Gesamtansicht.** *II* **Längsschnitt mit Andeutung der Oeffnungsweise.** *p* **Placenta. Nach** HILDEBRAND[67]).

In ihrem Habitus ganz verschieden, im Mechanismus aber mit Impatiens übereinstimmend, verhält sich Cyclanthera explodens[70]). Der Fruchtknoten dieser Pflanze besteht aus drei Carpellen, aber er bildet nur an einer Verwachsungsnaht derselben eine Placenta aus, die zwei Reihen schief gestellter Samen trägt. Die Stelle, wo die Placenta innen ansitzt, kann man schon äußerlich an der ganz asymmetrischen Frucht (Fig. 91 *I*) erkennen, denn auf dieser Seite ist sie weniger ausgebaucht und nicht mit den großen Stacheln versehen, die sich auf der Gegenseite finden.

Bei der Reife bricht nun die Fruchtwand, am Gipfel sich spaltend, in zwei Längshälften auseinander, die sich beide nach außen umbiegen, weil in ihnen eine entsprechende Gewebespannung besteht, wie bei Impatiens: eine innere Schwellschicht ist gegen das hypodermale Kollenchym gespannt. Eigentümliche Vorrichtungen im Innern der Frucht bewirken dann das Ausschleudern der Samen. Die Placenta löst sich von der einen Fruchthälfte, der sie anfangs in ihrer Längsausdehnung angewachsen war, los, bleibt aber in fester Verbindung mit der Spitze der anderen, bauchig gewölbten Fruchthälfte und wird deshalb, wenn diese sich plötzlich zurückkrümmt, in einem großen Bogen rückwärts bewegt (Fig. 91 *II*);

---

70) HILDEBRAND 1873 zit. in 67. JOST Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1. Aufl. 1904. GUTTENBERG 1910 Sitzber. Wien. Akad. **119** I 289.

dabei lösen sich die Samen von ihr ab und fliegen mit großer Vehemenz durch die Luft.

Aehnliche Spannungen, die zu Bewegungen führen, finden sich nicht nur an Früchten[71]), sondern auch anderwärts in der Pflanze, sie sind vor allem in den Blüten recht verbreitet. Es sei nur daran erinnert, wie die Staubgefäße mancher Leguminosen (z. B. Spartium) im Schiffchen gespannt sind, beim Besuch der Blüte durch Insekten losschnellen und ihren Pollen ausschleudern. Hier handelt es sich freilich um Spannungen, die durch Wachstum fixiert sind, und dementsprechend läßt sich auch in konzentrierten Salzlösungen die Einkrümmung nicht verhindern[72]). Etwas anders verhalten sich die Staubgefäße der Urticaceen. Sie sind in der geöffneten Blüte nach innen gekrümmt, so daß die Anthere die Basis des Filamentes berührt. Die Konkavseite des Filamentes ist nun in Kompressionsspannung, nicht selten sogar in Falten gelegt, und sucht sich auszudehnen; dies gelingt zunächst nicht, weil Hemmungen vorhanden sind. Auf den ersten Blick sollte man denken, der Kelch einerseits, der Fruchtknoten andererseits, zwischen denen die Anthere eingeklemmt ist, bewirke die Hemmung. Allein, wie Askenasy[73]) zeigte, kann man ein Staubgefäß aus der Blüte herausnehmen, ohne daß die Geradstreckung des Filamentes erfolgt. Es ist nämlich die Anthere mit der Basis des Staubfadens verklebt, und erst wenn dieser Widerstand überwunden ist, dehnt sich die Konkavseite aus, und gewöhnlich öffnet sich bei dem plötzlichen Ruck auch die Anthere und stäubt ihren Pollen aus. Eine Berührung, eine Erwärmung können die Schleuderbewegung fördern, aber sie erfolgt schließlich auch ohne solche Einwirkungen, wenn der Druck groß genug geworden ist. Werden die Filamente plasmolysiert, so hört die Spannung auf; diese beruht also ausschließlich auf dem osmotischen Druck. Die plasmolysierten Fäden setzen aber dem Versuch, sie geradezustrecken, einen gewissen Widerstand entgegen, wohl weil ihre Konvexseite stärker gewachsen ist als die konkave; letztere muß also beim Losschnellen auch den aus der größeren Länge der Konvexseite entspringenden Widerstand überwinden.

Staubgefäße mit Schnellbewegungen finden sich noch z. B. bei Kalmia, Schizanthus, Lopezia, Stylidium[74]). Auch andere Organe der Blüte können in Spannung geraten und bei deren Ausgleichung ansehnliche Bewegungen ausführen; so ist z. B. bei der Orchidee Eria das Labellum gegen die Sepala gespannt und klappt nach deren Niederdrückung in der Richtung auf das Gynostemium zu[74]).

Auslösung. Es ist des öfteren bei der Einzelbesprechung dieser Beispiele von Schleuderbewegungen darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Ausgleichung der Spannung auch hier gewöhnlich auf eine kleine Berührung, Erschütterung etc. erfolgt, daß sie aber aller Wahrscheinlichkeit nach schließlich, d. h. wenn die Spannung eine gewisse Größe erreicht, auch ohne solche Anstöße eintritt. Zu beweisen ist das freilich schwer, denn offenbar genügen, je mehr das Organ sich der Reife nähert, immer kleinere Anstöße, schließlich auch solche,

---

71) Heinricher 1915 Sitzber. Wien. Akad., math.-nat. Kl. I **124** 181 (Arceuthobium).

72) Mönch 1911 Beih. Bot. Cbl. **27** 83.

73) Askenasy 1879 Verh. naturw. Verein Heidelberg (N. F.) **2**.

74) Goebel 1920 Die Entfaltungsbewegungen. Jena.

die bei jeder Beobachtung unvermeidlich sind. Die Bedeutung dieser Anstöße bleibt jetzt noch zu diskutieren.

Wir haben ja schon oft von „Anstößen" gesprochen, und wir haben gesehen, daß durch sie außerordentlich häufig im Organismus aufgespeicherte Energie in Tätigkeit gesetzt wird; wir sagten dann, der Anstoß wirkt auslösend, oder er wirkt als Reiz. Bei Besprechung der pflanzlichen Gestaltung haben wir speziell auch eine derartige auslösende Wirkung einer Berührung, eines Kontaktes, gesehen, und wir werden in Kap. 5, 4 eine Menge von Bewegungserscheinungen kennen lernen, die durch Berührung ausgelöst werden. Es frägt sich nun: haben wir die besprochenen Schleuderbewegungen etwa diesen später zu behandelnden Reizbewegungen anzuschließen, oder sind sie zu einer anderen Kategorie von pflanzlichen Bewegungen zu zählen, zu den „endonomen" Bewegungen?

Von endonomen Bewegungen spricht man dann, wenn ein von außen kommender Anstoß (Reiz) nicht nachzuweisen ist, wenn also innere Zustände die Bewegung bedingen (Kap. 6, 5). Nun ist nach dem oben Gesagten klar, daß die Schleuderbewegungen bei Sporen und saftigen Früchten endonom erfolgen können. Treten sie auf eine Berührung hin ein, so wird deren nächster Erfolg wahrscheinlich nur in einer lokalen Vermehrung der Spannung bestehen, wie sie sonst bei der Weiterentwicklung des Organes von selbst eintreten würde. Die Berührung liefert also zweifellos nicht die Energie für die erfolgende Bewegung, sie löst nur bestehende Spannungen aus. Nun haben wir schon früher von Auslösungen im Organismus gehört, die man als Reizerscheinungen bezeichnet. Somit erhebt sich die Frage, ob man die geschilderten Schleuderbewegungen wenigstens dann, wenn sie auf eine Berührung hin erfolgen, als Reizbewegungen bezeichnen kann. Wir glauben diese Frage im allgemeinen verneinen[75]) zu müssen, weil bei echten Reizerscheinungen das lebende Protoplasma eine ganz unentbehrliche Rolle mitspielt, während davon hier keine Rede sein kann[76]). Es gibt aber auch Schleuderbewegungen, die typische Reizbewegungen sind, und um den Gegensatz zwischen diesen und den besprochenen in ein helleres Licht zu setzen, wollen wir eine solche jetzt betrachten.

Die in Rede stehende Schleuderbewegung findet sich in der Blüte der Orchidee Catasetum, deren Bau durch Fig. 92 erläutert wird[77]). In *I* ist die ganze Blüte nach Entfernung von fünf Perigonblättern dargestellt; man sieht das einzige erhalten gebliebene Perigonblatt, das große Labellum *l*. Im Zentrum erhebt sich die Säule, an der in der Seitenansicht hauptsächlich zwei große hornartige Anhängsel, die sogenannten Antennen (*an*) auffallen. Betrachtet man die Säule von vorn (Fig. 92 *II*), so sieht man diese Antennen unter der Basis der mächtigen endständigen Anthere (*a*) ansitzen; wie bei allen Orchideen, sind auch hier die Pollenkörner miteinander vereinigt.

---

75) Goebel hat gezeigt, daß bei den Urticaceen die Schleuderbewegungen der Filamente auch durch Reize, die das Filament treffen, ausgelöst werden können.

76) Natürlich spielt das Protoplasma bei der Herstellung der Spannungen eine Rolle. Aber bei der Auslösung der Bewegung dürfte es sich um rein mechanische Verhältnisse handeln; sie müßte also auch noch erfolgen können, wenn es etwa gelänge, einen solchen Schleudermechanismus kurz vor der Explosion ohne Aenderung der Spannung kältestarr zu machen und dann zu berühren.

77) Darwin 1877 Die Befruchtung der Orchideen.

Die beiden so entstandenen „Pollinien“ sitzen einem Stiel (Stipes, *st*) auf, der durch ein Gelenk mit der Klebscheibe *K* verbunden ist (Fig. *III*). Die gegenseitige Lage dieser drei Organe ergibt sich aus Fig. *IV*, einem Längsschnitt durch das Säulchen. Man erkennt da, wie die Anthere, an langem Filament (*f*) ansitzend, nach unten umgebogen ist, und man bemerkt, daß der Stipes, der Klebscheibe und Pollinium verbindet, in scharfer Krümmung um einen kleinen Gewebehöcker, das sogenannte Rostellum, gelegt ist; genauer gesagt, ist der Stipes aus den äußersten Zellagen dieses Rostellum entstanden und hat sich von den tieferen Partien abgelöst. Ebenso ist die Klebscheibe ein Teil des Rostellums. Ihre nach hinten gewandte Seite ist allein klebrig.

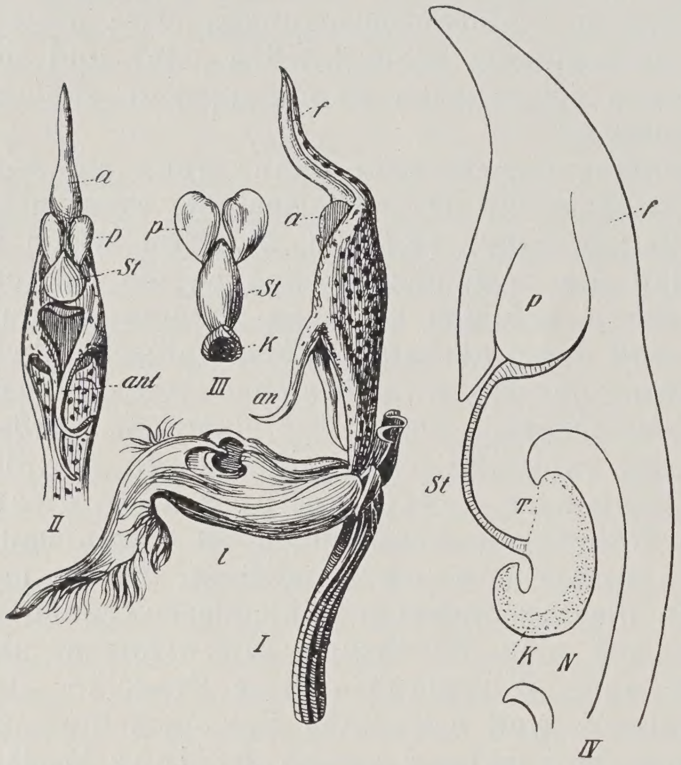


Fig. 92. *I—III* Catasetum saccatum nach Darwin. *I* Blüte nach Entfernung von 5 Perigonblättern. *II* Säulchen von vorn. *III* Pollinium und Klebscheibe. *IV* Längsschnitt durch ein Catasetumsäulchen nach der Natur. *a* Anthere, *ant (an)* Antenne, *f* Filament, *K* Klebscheibe, *St* Stiel, *p* Pollinium, *T* Trennungszone der Klebscheibe vom Rostellum, *N* Narbenhöhle, *l* Labellum.

Wird nun eine solche Blüte bei geeigneten Außenbedingungen, zu welchen vor allem eine gewisse Temperatur zu rechnen ist, an einer Antenne leise mit einem Pinsel oder einem Stückchen Holz gerieben, so löst sich Stipes und Klebscheibe vom Rostellum ab; der Stipes streckt sich in seiner Längsrichtung gerade und wirft die Klebscheibe mit Macht nach vorn; diese Bewegung ist so heftig, daß das ganze Pollinium aus der Blüte ausgeschleudert wird und mit der Klebscheibe voran durch die Luft fliegt. Trifft es dabei auf ein Hindernis, so wird es mit der jetzt nach außen gekehrten klebrigen Schicht der Klebscheibe befestigt. — Die biologische Bedeutung dieser Schleuderbewegung ist im großen und ganzen klar; es ist eine der zahlreichen interessanten Einrichtungen, die man bei Orchideen zum Zwecke der Pollenübertragung durch Insekten vorfindet. Auf biologische Details haben wir hier nicht einzugehen; uns interessiert einmal die Art und Weise der Spannung im Stipes, welche ja offenbar die mechanische Ursache der Bewegung ist, andererseits die Bedeutung der Berührung der Antenne.

Der Stipes hat einen sehr eigenartigen Bau[78]). Die Epidermiszellen haben an ihrer Basis einen im stumpfen Winkel ihnen angefügten Fortsatz, der sich schlauchförmig in die unten liegenden

78) v. Guttenberg 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 374.

Faserzellen einkeilt. Diese liegen in etwa 5 Schichten unter der Epidermis und besitzen wie diese eine Zellwand von ungewöhnlicher Dicke. Unter ihnen liegt ein Trennungsgewebe plasmareicher Zellen, deren Wand aufgelöst wird. Die Spannung in dem Stipes soll nach GUTTENBERG auf Turgordruck und Gewebespannung beruhen; es ist aber wenig wahrscheinlich, daß so dickwandige Zellen durch den osmotischen Druck irgendwie gedehnt werden können. Wahrscheinlich ist, daß die Schichten der Zellwand gegeneinander gespannt sind. Uebrigens ist die Geradestreckung des Stipes in seiner Längsrichtung gar nicht die einzige Bewegung, die an ihm vorgeht; es findet gleichzeitig damit eine Einrollung seiner Ränder nach innen statt, so daß also am Rand des Stipes die äußeren Teile ein stärkeres Verlängerungsbestreben haben müssen, als die inneren.

Man kann den Stipes nicht nur durch Berührung der Antennen zum Losschnellen veranlassen; dieses erfolgt vielmehr auch nach kräftigem Druck auf den Stipes selbst. Einen solchen Druck können wir den Erschütterungen und Biegungen bei den vorher besprochenen Schleuderbewegungen vergleichen; er führt offenbar zu einer vermehrten Spannung und so zur Ueberwindung des Widerstandes, zur Explosion. Ganz anders das Streichen der Antenne. Hier handelt es sich um einen wirklichen Reiz, und dieser Reiz wird an einer Stelle aufgenommen, die weit von dem Orte der Wirkung entfernt liegt. Es ist vollkommen ausgeschlossen, daß durch das Berühren der Antennenspitze mit einem Pinsel eine mechanische Deformation des Stipes und so eine Vermehrung seiner Spannung erzielt wird. Welches aber die Vorgänge in ihm sind, wie sie sich fortpflanzen und wie sie schließlich zur Ausschleuderung führen, das ist noch nicht genügend bekannt[79]).

Allen bisher besprochenen Bewegungen ist nun aber etwas gemeinsam, auf das bisher nicht genügend hingewiesen ist. Wir meinen die Erscheinung, daß es in einer Zelle oder zwischen den Zellen und Geweben zu einer Kontinuitätstrennung kommt. Dabei treten zweifellos die Zerreißungen manchmal an ziemlich unbestimmten Stellen auf, einfach da, wo der geringste Widerstand liegt (viele hygroskopische Mechanismen, Pilobolus, Cyclanthera); in anderen Fällen aber ist eine bestimmte Trennungsschicht ausgebildet, in der die Mittellamellen verquellen oder ganze Zellen gelöst werden. — Einzelheiten sind freilich wenig bekannt. Durch die Ausbildung solcher Trennungsschichten[80]) schließen sich aber die behandelten Erscheinungen an andere Abtrennungsvorgänge an, für die FITTING den Namen „Chorismen" vorgeschlagen hat. Es ist ja bekannt genug, daß Zweige, Laubblätter, Knospenschuppen, Kronblätter, Staubblätter, Griffel etc. abgestoßen werden. Das Abfallen erfolgt hier in der Regel dann, wenn die Trennungsschicht fertiggestellt ist, und auf ihre Ausbildung haben natürlich zahlreiche äußere Faktoren einen großen Einfluß. FITTING[81]) hat aber für einige Blumenblätter, ganz besonders für die von Geraniumarten gezeigt, daß man die Abgliederung auch vorzeitig herbeiführen kann, z. B. an noch ganz unausge-

---

79) Die obige Darstellung beruht auf den Untersuchungen DARWINS, v. GUTTENBERGS und auf eigenen Erfahrungen an mehreren Catasetumarten des Straßburger Gartens.

80) HANNIG 1913 Zeitschr. f. Bot. **5** 417.

81) FITTING 1912 Jahrb. wiss. Bot. **49** 187.

wachsenen Organen. In diesem Fall aber tritt eine solche Fülle von Aehnlichkeiten mit echten Reizbewegungen auf, daß man diese Chorismen als Reizerscheinungen betrachten muß. Vor allem zeigt sich, daß sie an einen gewissen Zustand des Protoplasmas gebunden sind und daß bestimmte äußere Einflüsse chemischer, mechanischer, traumatischer oder thermischer Art etc. die Auslösung bewirken; außerdem kann eine Summierung von einzeln unwirksamen Reizen zur Auslösung führen, was uns später noch mehrfach bei den Reizbewegungen entgegentreten wird. Wir zweifeln nicht daran, daß zwischen den von Fitting studierten Chorismen und der Oeffnungsweise mancher Früchte (z. B. Impatiens), vielleicht auch der ersten Dehiszenz — nicht der späteren Einkrümmung! — der Antheren eine so große Aehnlichkeit besteht, daß diese zunächst verschieden erscheinenden Dinge späterhin eine gemeinsame Betrachtung werden erfahren können.

---

5. Kapitel.

Reizbewegungen I[1]).

Die Tropismen.

Wenn schon bei einigen Chorismen die Mitwirkung von Außenfaktoren in der Weise festgestellt wurde, daß man von Reizbewegungen reden mußte, so werden wir uns von jetzt ab ganz vorzugsweise mit solchen Bewegungen zu beschäftigen haben, die auf einen äußeren Reiz hin an der lebenden Pflanze auftreten. Dieser Reiz kann durch Licht, Wärme, Elektrizität, Schwerkraft oder durch mechanische und chemische Einwirkung von Körpern verursacht werden. Und zwar können wir zweierlei Wirkungen dieser Faktoren unterscheiden, wir können von allgemeinen Reizen und von speziellen Reizen sprechen. Die allgemeinen Reize oder die sogenannten formalen Bedingungen, die ihrer Intensität nach konstant sein können, versetzen die Pflanze erst in den reaktionsfähigen Zustand, in dem Wachstum und Bewegung möglich sind, und in dem allein durch die speziellen Reize Bewegungen erzielt werden können. Zu den allgemeinen Reizen gehört ein gewisses Ausmaß der Temperatur, eine gewisse Menge von Sauerstoff und all den Stoffen, die wir als Nährstoffe bezeichnet haben. Die speziellen Reize wirken dann sehr häufig dadurch, daß sie verschiedene Orte an der Pflanze mit verschiedener Intensität treffen, oder dadurch, daß sich ihre Intensität mit der Zeit ändert. Wie früher, wollen wir auch jetzt annehmen, daß jeder Reiz auslösend wirkt. Eine eingehende Erörterung dieser Annahme behalten wir uns für später vor. Daß auch die formalen Bedingungen (allgemeine Lebensbedingungen) als Reize wirken, ist nicht immer klar erkannt worden. Es ist aber in der Mehrzahl der Fälle gar

1) Man vgl. zu diesen: Pringsheim 1912 Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin. Auch den Artikel „Reizerscheinungen" im Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. 8. Jena.

nicht möglich, sie anders aufzufassen, ja es fällt oft überhaupt sehr schwer, sie von den speziellen Reizen zu trennen.

Bei gegebenen allgemeinen Reizen führen viele speziellen Reize nach einer Anzahl von inneren Vorgängen, die wir bald genauer kennen lernen werden, endlich zu einer Bewegung; diese nennen wir die Reizreaktion, genauer gesagt, die sichtbare Endreaktion des Reizes. Man sagt, der Reiz induziert eine bestimmte Bewegung; man nennt die Bewegung eine induzierte, oder eine paratonische. Bewegungen, die sich äußerlich von den paratonischen nicht unterscheiden, treten uns aber manchmal auch ohne äußere Induktionen entgegen; dann spricht man von endonomen Bewegungen.

Die Reizbewegungen kann man entweder nach der Reizursache gruppieren, also die auf Wärme, Licht etc. eintretenden Bewegungen nacheinander behandeln, oder man kann die Reaktionsformen oder endlich die biologische Bedeutung der Bewegung in den Vordergrund stellen. Wir wollen die Art der Reaktion in erster Linie berücksichtigen und unterscheiden deshalb zunächst die Reizreaktionen der freibeweglichen Organismen, die erst im letzten Kapitel besprochen werden sollen, von denen der festgewachsenen. Die letzteren können entweder nur ihre Länge ändern, oder sie führen Krümmungen, Drehungen, Windungen aus, wie sie S. 219 in Fig. 79 dargestellt sind. Durch diese Gestaltsveränderungen wird wenigstens ein Teil des Organs in eine andere Lage, an einen anderen Ort gebracht. Wenn die neue Lage eine Beziehung zur Einwirkungsrichtung des Reizmittels (Schwere, Licht etc.) zeigt, spricht man von Tropismen, wenn aber das Reizmittel überhaupt nicht bestimmt gerichtet ist, oder wenn die Orientierung der Krümmung keine Beziehung zu seiner Richtung zeigt, sondern nur von der Pflanze selbst bestimmt wird, dann haben wir es mit Nastien zu tun. Wir behandeln zuerst die Richtungsbewegungen [Tropismen[2])], dann die Krümmungsbewegungen [Nastien], und werden in jedem Einzelfall zu untersuchen haben, ob sie durch Wachstum oder durch Turgordruck zustande kommen.

1. Geotropismus[2a]).

a) Orthotrope Organe.

Es ist eine Erfahrungstatsache, zu deren Konstatierung es keiner botanischen Kenntnisse bedarf, daß die Pflanzenorgane eine bestimmte Richtung im Raum einnehmen. Die Stämme eines Tannenwaldes stehen exakt lotrecht und demnach untereinander parallel: ihre Aeste und Zweige stehen ebenfalls gesetzmäßig, doch läßt sich deren Lage nicht allein durch den Winkel bezeichnen, den sie mit der Lotlinie bilden, da die offenbaren Beziehungen zu ihrer jeweiligen Hauptachse hiermit nicht ausgedrückt werden. Betrachten wir statt eines Tannenbaumes eine Keimpflanze, so vereinfacht sich

---

2) Ueber Tropismen vgl. man PFEFFER 1908 Physiologie 2 Leipzig; FITTING in Handwörterbuch d. Naturwiss. 8 234, Jena. PRINGSHEIM 1912 Die Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin.

2a) CHRISTIANSEN 1917 Bibliographie des Geotropismus 1672—1916. Mitteil. Institut f. allg. Botanik Hamburg 2 1.

das Problem, denn hier sind, zunächst wenigstens, nur Organe vorhanden, die sich in der Lotlinie einstellen. Zugleich aber bemerken wir hier leichter als an einem Baum das total verschiedene Verhalten der Wurzel und des Stammes. Beide stehen in der Lotlinie, aber der Stamm verlängert sich in ihr aufwärts, die Wurzel abwärts. Bringen wir die Keimpflanze aus dieser ihrer natürlichen Lage heraus, legen wir sie z. B. horizontal, so sehen wir in beiden Organen eine Krümmung eintreten; die Wurzel krümmt sich abwärts, der Keimsproß aber aufwärts (Fig. 93). Da diese Krümmungen nicht an der Stelle ausgeführt werden, wo Sproß und Wurzel zusammenstoßen, vielmehr in der Nähe der Spitze beider Organe, so bleibt ein je nach Umständen verschieden großes Stück der Achse horizontal gerichtet, und nur die beiden Enden werden durch die Krümmung in die natürliche Lage zurückgebracht, in der dann auch der weitere Zuwachs erfolgt. Da nun fast jedes Organ der Pflanze eine bestimmte Ruhelage hat und das Bestreben zeigt, in diese zurückzukehren, wenn es z. B. durch Wind, Regen, Schnee, Tiere gestört worden ist, so müssen wir der Pflanze die Fähigkeit zuschreiben, sich im Raum orientieren zu können; die oft nicht nur in einfachen Krümmungen, sondern auch in Torsionen oder Windungen bestehenden Bewegungen, die zur richtigen, im allgemeinen **zweckmäßigen** Lage der Glieder im Raum führen, nennen wir **Orientierungsbewegungen**. Selbstverständlich müssen es bestimmte Eigenschaften des Raumes sein, wie die Verteilung von Licht, Wasser etc. etc., an denen sich die Pflanze orientiert, und die Pflanze muß irgendwelche Organe besitzen, mit Hilfe deren sie Eindrücke von diesen Eigenschaften der Außenwelt aufnehmen kann, sowie das Tier mit Hilfe seiner Sinnesorgane.

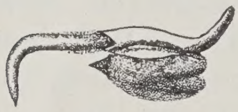


Fig. 93. Keimende Maispflanze horizontal gelegt. Geotropische Krümmung.

Nachweis der Schwerkraft als Ursache der geotropischen Krümmung. Sehr häufig ist nun die Orientierung eines Organes von mehreren Faktoren zugleich abhängig, in den einfachen Fällen aber, von denen wir ausgingen, bei der sich abwärts krümmenden Wurzel, bei dem nach oben sich krümmenden Sprosse ist nur eine einzige Kraft beteiligt, oder braucht wenigstens nur eine einzige Kraft beteiligt zu sein, nämlich die Schwere. Daß wirklich die Schwerkraft den aufrechten Wuchs der Hauptachse und Hauptwurzel bedingt, ergibt eigentlich schon die direkte Beobachtung, die zeigt, daß diese Organe auf unserer ganzen Erdkugel nach den Radien orientiert sind, auch wenn die Pflanzen an steilen Bergwänden stehen; denn außer der Schwerkraft kennen wir keine überall gegebene, in der Radiusrichtung wirkende Kraft. Doch nicht auf Grund dieses Gedankenganges, sondern durch die Versuche von Knight und Sachs[3]) hat sich in unserer Wissenschaft diese Erkenntnis Bahn gebrochen. Knights Versuche beruhen auf folgender Ueberlegung: Offenbar kann die Schwerkraft nur dann die Wurzel zum Abwärtswachsen, den Stamm zum Aufwärtswachsen veranlassen, wenn der Same in Ruhe und in derselben relativen Lage zur Rich-

3) Knight 1806 Ostwalds Klassiker No. 62. Leipzig 1895. Sachs 1874 Arb. Würzburg **1** 584.

tung der Erdanziehung verbleibt; deshalb vermutet KNIGHT, „daß eine solche Beeinflussung durch stetigen und schnellen Wechsel der Lage des keimenden Samens aufgehoben werden könne, und daß man ferner in der Lage wäre, durch das Mittel der Zentrifugalkraft eine Gegenwirkung auszuüben“.

Er befestigte also am Rand eines Rades eine Anzahl von keimenden Samen in möglichst verschiedenen Lagen, so daß die Wurzeln nach außen, nach innen und zur Seite hervorwachsen mußten, und ließ dieses Rad um eine horizontale Achse rotieren. Da er aber dem Rad eine sehr ansehnliche Geschwindigkeit erteilte, so wurde nicht nur die einseitige Wirkung der Schwerkraft ausgeschlossen, sondern gleichzeitig eine recht beträchtliche Zentrifugalkraft erzeugt, die nun ihrerseits die Keimlinge beeinflußte. „Ich hatte“ — so schreibt KNIGHT — „denn auch bald das Vergnügen, zu beobachten, daß die Würzelchen, in welcher Richtung sie auch nach der jeweiligen Stellung der Samen hervortraten, ihre Spitzen vom Radkranze nach außen kehrten und bei weiterem Wachstum bald einen rechten Winkel mit der Radachse bildeten. Die jungen Stengel jedoch wuchsen nach der entgegengesetzten Richtung, und in einigen Tagen waren alle ihre Spitzen im Mittelpunkt des Rades vereinigt.“ Der KNIGHTsche Versuch beweist zunächst, daß die Pflanze auch auf Zentrifugalkraft anspricht. Das war vorauszusehen, ja es ist zu erwarten, daß die Pflanze Zentrifugalkraft und Schwerkraft nicht unterscheidet, weil diese ja gleiche physikalische Wirkung haben; beide erteilen den Körpern eine Massenbeschleunigung.

Der exakte Beweis, daß wirklich die Pflanze die Schwerkraft von der Zentrifugalkraft nicht zu unterscheiden vermag, wurde in anderer Weise erbracht. KNIGHT ließ Schwerkraft und Zentrifugalkraft gleichzeitig, aber in verschiedener Richtung, auf die Keimlinge einwirken. Die Pflanzen waren auf einer horizontalen Scheibe befestigt, die um eine vertikale Achse rotierte, und sie stellten ihre Längsachse anscheinend in die Resultante aus Schwerkraft und Fliehkraft ein; sie entfernten sich also bei geringen Schleuderkräften nicht wesentlich aus der Vertikalstellung und näherten sich mit Zunahme der Rotationsgeschwindigkeit immer mehr der Horizontalen. Daß wirklich die Einstellung der Pflanze genau in die Resultante von Schwerkraft und Fliehkraft erfolgt, hat freilich erst später GILTAY[4]) für den Spezialfall, daß Fliehkraft und Schwerkraft gleichgroß sind, gezeigt. Damit war dann aber auch erst wirklich erwiesen, daß die beim Geotropismus wirksame Kraft nicht nur der Richtung, sondern auch der Größe nach mit der Schwerkraft übereinstimmt, d. h. daß eben wirklich die Schwerkraft die Ursache der geotropischen Krümmungen ist.

Eine sehr wesentliche Ergänzung zu den KNIGHTschen Fundamentalversuchen brachten dann erst sehr viel später die Experimente von SACHS. Hier wurden die Pflanzen, wie im ersten KNIGHTschen Versuche, an der horizontalen Achse gedreht, aber die Geschwindigkeit der Umdrehung wurde sehr gering gewählt, nämlich so, daß eine Umdrehung in 10—20 Minuten erfolgte. Diese Geschwindigkeit ist so klein, daß nennenswerte Zentrifugalkräfte nicht entwickelt werden; da aber durch die fortwährende Drehung alle ein-

---

4) GILTAY 1910 Zeitschr. f. Bot. 2 302.

seitigen Schwerewirkungen eliminiert sind, so wachsen Wurzeln und Sprosse in jeder beliebigen Richtung, die man ihnen zu Anfang gegeben hat, weiter. Da also durch diesen Apparat das Krümmen (κλίνειν) der Pflanzen verhindert wird, so nannte ihn SACHS[5]) „Klinostat". Unsere Fig. 94 zeigt einen solchen Apparat in der Ausführung, die PFEFFER[6]) ihm geben ließ. Ein Uhrwerk dreht die horizontale Achse, an der sich die Pflanze befindet; auf die Einrichtungen, welche verschiedene Rotationsgeschwindigkeiten zu erzielen erlauben, haben wir hier nicht einzugehen.

Die Orientierungsbewegungen der Pflanze nennt man auch „tropistische" Bewegungen; die Befähigung der Pflanze zu solchen heißt „Tropismus". Je nach dem äußeren Anlaß unterscheidet man tropistische Bewegungen durch Schwerkraft, Licht etc. oder einen Geotropismus, Phototropismus etc. — Zunächst also haben wir

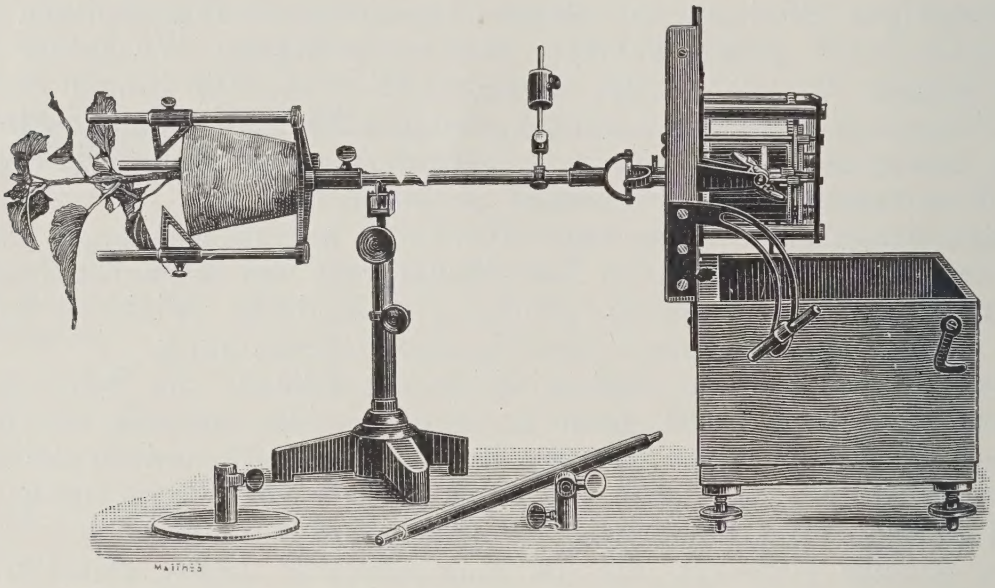


Fig. 94. **Klinostat nach PFEFFER. Ausgeführt von Mechaniker ALBRECHT in Tübingen (jetzt E. BÜHLER).**

es mit dem Geotropismus zu tun, und aus dem Gesagten ist schon zu entnehmen, daß es zweierlei Geotropismus gibt. Positiv geotropisch nennen wir die Wurzeln und alle anderen Organe, deren Wachstum von der Schwerkraft nach dem Erdzentrum zu gerichtet wird, negativ geotropisch aber die Sprosse und die anderen Pflanzenteile, die gerade entgegengesetzt, also in der Richtung der Radien von der Erde weg wachsen. Wenn auch Wurzel und Sproß die charakteristischen Typen für die beiden Formen von Geotropismus sind, so wäre es doch ganz verkehrt, zu glauben, die Art der geotropischen Reaktion richte sich nach der morphologischen Beschaffenheit des Organs. Sie richtet sich vielmehr nach den Bedürfnissen der Pflanze, und so finden wir denn auch Wurzeln, die negativ geotropisch sind und aus dem Boden herauswachsen [Atem-

5) SACHS 1879 Arb. Würzburg **2** 209.

6) PFEFFER 1887 Bot. Ztg. **45** 27. Andere Klinostaten s. WORTMANN 1886 Ber. Bot. Ges. **4** 245 (vgl. auch Zeitschr. f. Bot. **4** 251). WIESNER 1879 Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien **39** 195. SPERLICH Jahrb. wiss. Bot. **50** 509. HARREVELD 1912 Rec. trav. bot. néerl. **9** 110. WENT 1922 Proceedings Akad. Amsterdam **25** 475.

wurzeln der Palmen etc.[7])]; andererseits positiv geotropische Sprosse, die in den Boden eindringen, oder wenigstens abwärts wachsen [Rhizome von Yucca, Cordyline, viele Hypokotyle von Dikotylen und Keimblätter der Monokotylen[8])], einige Blütenstiele usw. Auch ist die Art des Geotropismus nicht eine ein für alle Male gegebene, sondern es kann, wie wir später sehen werden, ein positiv geotropisches Organ negativ geotropisch werden oder andere Formen des Geotropismus annehmen, von denen jetzt noch nicht gesprochen werden kann. Im übrigen ist aber der Geotropismus im Pflanzenreich eine weit verbreitete Eigenschaft; er findet sich nicht nur bei den höchsten Pflanzen, sondern auch bei Moosen, Algen und Pilzen; er ist nicht an die vielzellige Gewebestruktur gebunden, sondern er tritt auch bei einzelligen Organen (Internodien von Nitella, Wurzelhaare von Chara) auf. Endlich kann ein Teil einer Zelle geotropisch reagieren, während ein anderer das nicht tut; so ist z. B. der Sporangienträger der Mucorineen negativ geotropisch, das übrige Myzel dieser Pilze aber reagiert nicht auf die Schwerkraft.

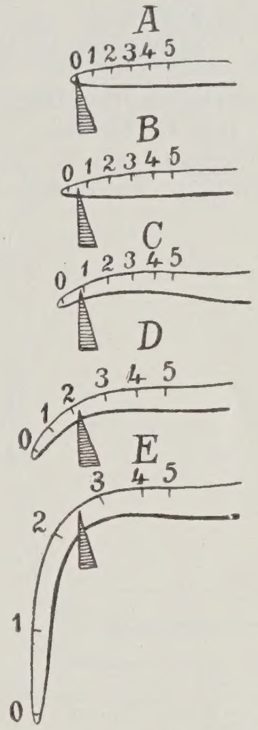


Fig. 95. Geotropische Krümmung einer Wurzel. Nach SACHS[9]). *A* unmittelbar nach dem Horizontallegen. *B* eine Stunde später. *C* nach 2 Stunden. *D* nach 7 Stunden. *E* nach 23 Stunden.

Verlauf der Krümmung. Unsere nächste Aufgabe muß es nun sein, den Vorgang der geotropischen Krümmung näher zu verfolgen. Daß sie auf einer ungleichen Länge der antagonistischen Seiten beruht, ist selbstverständlich; wie diese aber entsteht, das kann man der Krümmung selbst nicht ansehen. Eine Krümmung kann ja — wie S. 240 ausgeführt wurde — ebenso durch Turgor wie durch Wachstum zustande kommen. Tatsächlich treten denn auch bei geotropischen Krümmungen — wenigstens bei vielzelligen Objekten — beiderlei Arten auf; allein die Krümmung durch Turgorveränderung findet sich nur in Organen, die wir jetzt noch nicht zu betrachten haben, und so beschränken wir uns zunächst auf die Wachstumskrümmungen, die wir an einigen Beispielen erläutern. Wir wählen dazu vielzellige Organe, weil für einzellige keine genaueren Angaben existieren. Uebrigens liegt kein Grund vor, Differenzen zwischen einzelligen und vielzelligen Organen zu vermuten.

Wir beginnen mit der geotropischen Krümmung einer Wurzel von Vicia faba, die vom Vegetationspunkt aus in Abständen von 2 mm Tuschemarken trägt und in lockere Erde hinter einer Glimmerwand horizontal gelegt wird. Die Fig. 95 zeigt diese Wurzel im Verlaufe ihrer Krümmung. Ihr Wachstum läßt sich aus dem Vorbeiwandern der Spitze an dem feststehenden schraffierten Dreieck entnehmen. Die Krümmung aber, die sich in *C* und *D* vom Punkt *0* bis *3* erstreckt, hat sich späterhin zwischen *2* und *3* sehr verstärkt, nach der Spitze zu aber wieder abgeflacht.

7) KARSTEN 1890 Ber. Bot. Ges. 8 55.
8) SPERLICH 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 509.
9) SACHS 1873 Arb. Würzburg **1** 385.

In *B* ist die Wurzel eine Stunde nach Beginn des Versuchs anscheinend[10]) noch ganz gerade, aber bereits um etwa 1,6 mm verlängert, wie die Verschiebung der Marke *0* zeigt; in *C* erscheint die Wurzel nach 2 Stunden noch mehr verlängert und deutlich gekrümmt; die Krümmung hat jetzt die Form eines Kreisbogens von ca. 15 mm Radius oder ist doch von einem solchen nicht zu unterscheiden. *D* zeigt uns dieselbe Wurzel 7 Stunden nach Beginn des Versuches; jetzt sind bereits die Marken *1*, *2* bei dem Index vorbeigewandert, die Wurzel also um mehr als 4 mm gewachsen, und die Partialzuwachse, auf der konvexen Seite gemessen, sind:

	(Basis)				(Spitze)	
Zonen	V[11])	IV	III	II	I	Sa.
Zuwachse in mm	0,4	1,0	1,8	0,8	0,2	4,3

Die Krümmung ist jetzt verstärkt, der Krümmungsradius der Konvexität, der bei *C* 15 mm betrug, ist bei *D* nur 10 mm; auch jetzt noch gleicht die Krümmung einem Kreisbogen, der alle wachsenden Teile bis Marke *5* umfaßt, doch sind wahrscheinlich die Zonen II und III stärker gekrümmt als I, IV, V. *E* ist das Bild der Wurzel nach 23 Stunden; die Krümmung hat jetzt zwei Veränderungen erfahren; sie ist erstens nicht mehr ein Kreisbogen, sondern ihre Biegung ist zwischen den Marken *2* und *3* stärker als vorn und hinten; zweitens aber ist der Krümmungsradius zwischen den Marken *2* und *3* noch kleiner als vorhin, ca. 8 mm; in dem Zustand *D* war die Spitze der Wurzel ungefähr 45° gegen den Horizont geneigt, jetzt in *E* ist sie schon senkrecht; man sieht, daß es vorwiegend, aber nicht allein, die Krümmung und das Wachstum der Zone III (zwischen *2* und *3*) ist, durch welche die Zonen II und I abwärts gerichtet worden sind. In Zone II ist noch eine Krümmung vorhanden, die gegen Marke *1* hin abnimmt, die Zone I ist kaum merklich gekrümmt. Von Marke *3* bis zur Spitze hat also die Wurzel nahezu die Form einer Parabel, deren Scheitel ungefähr bei *3* liegt[12]).

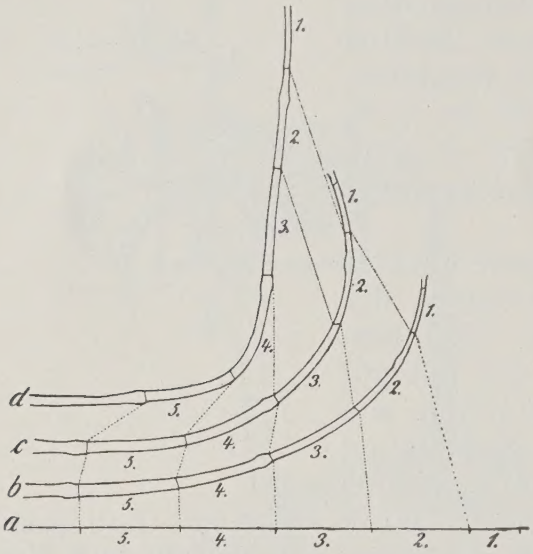


Fig. 96. Cephalaria procera. *a* Stengel, 2 Uhr horizontal gelegt, mit Marken versehen; Zone *5*, *4*, *3* und *2* je 10 cm lang, Zone *1* 5 cm lang. *b* Derselbe Stengel $3^1/_4$ Stunden später als *a*. *c* Derselbe Stengel $2^1/_4$ Stunden später als *b*. *d* Derselbe Stengel 16 Stunden später als *c*. Nach Sachs[13]). Stark verkleinert, etwa $^1/_{10}$ nat. Größe.

Die negativ geotropische Krümmung eines Stengels vergegenwärtigt die Fig. 96. Die wachstumsfähige Strecke ist hier ungefähr 50 cm lang, also außerordentlich viel größer als in der Wurzel; durch Tuschestriche ist sie in fünf Zonen geteilt, von denen die vier untersten (*5*—*2*) je 100 mm, die oberste (*1*) aber nur 50 mm lang ist. Bei der Krümmung ergibt sich ein viel flacherer Bogen als bei der Wurzel, an dem sich zunächst die Zonen *1*—*5* beteiligen. Später lokalisiert sich die Krümmung in Zone *4* und *5*, während *1*—*3* sich wieder geradestrecken.

Um 12 Uhr wurde der Stengel horizontal gelegt (*a*). Nach $3^1/_4$ Stunden (*b*) ist in allen Zonen eine Krümmung eingetreten; am stärksten (rad. = 16 cm) ist sie in der stärkst wachsenden Zone *1*; am schwächsten in der langsamst wachsenden Zone *5*. Nach $5^1/_2$ Stunden (*c*) hat die Krümmung besonders in

10) Meist bemerkt man um diese Zeit schon eine leichte Krümmung an der Spitze.
11) Zone V zwischen den Marken *5* und *4*; IV zwischen *4* und *3* usf.
12) Sachs 1873 Arb. Würzburg 1 440.
13) Sachs 1888 Arb. Würzburg 3. Tafeln.

Zone *3* und *4* zugenommen, während Zone *1*, die schon über die Vertikale hinausgekrümmt ist, anfängt, sich geradezustrecken. Nach 22 Stunden (*d*) endlich ist *1* bis *3* ziemlich geradegestreckt und die Hauptkrümmung mit 7 cm Radius liegt an der Basis von *4* und an der Spitze von *5*.

Zwei Erscheinungen sind also bei diesem Vorgang bemerkenswert: erstens die Verschiebung der stärksten Krümmung von der Zone nahe der Spitze, wo sie auftritt, nach der letzten eben noch wachsenden Zone an der Basis, und zweitens die Ueberkrümmung der Gipfelteile die sowohl durch Nachwirkung der geotropischen Reizung als auch durch das basale Fortschreiten der Krümmung zustande kommen muß. Diese Ueberkrümmung tritt nicht selten noch sehr viel auffälliger zutage, so z. B. in unserer Fig. 97; sie wird aber bald wieder rückgängig gemacht, weil ein erneuter geotropischer Reiz eine Krümmung in entgegengesetztem Sinne herbeiführt. Aber auch auf dem Klinostaten gleicht sich jede geotropische Krümmung aus.

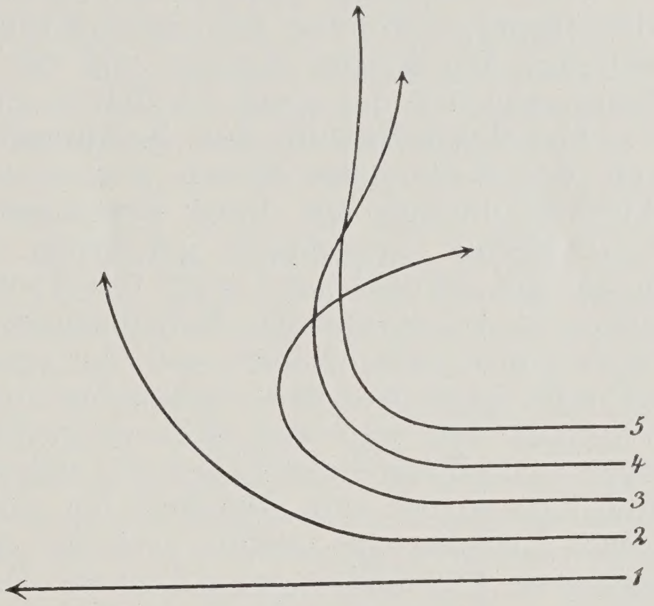


Fig. 97. Geotropische Krümmung von Allium atropurpureum in verschiedenen Stadien (*1*–*5*). Nach Sachs. Vorlesungen.

Autotropismus. Die Erscheinung, daß die geotropische Krümmung sich wieder abflacht, tritt uns auch bei den Wurzeln entgegen. Man schreibt diese Rückregulation einem Bestreben der Pflanze, aufgezwungene Krümmungen auszugleichen, einem „Autotropismus“ zu [14]). Dabei kann die Krümmung selbst ebensowohl durch eine Wachstumsbewegung als durch rein mechanische Einwirkungen (Deformation) erfolgt sein. Bei der Wurzel kann man leicht nachweisen, daß nicht nur nach Aufhebung der einseitigen Schwerewirkung (auf dem Klinostaten oder nach Einrücken in die Lotlinie), sondern auch bei deren Fortdauer die Geradstreckung erfolgt. Es muß also entweder mit der Fortdauer des Schwerereizes dieser an physiologischer Wirksamkeit abnehmen, was in der Tat später nachgewiesen werden wird, oder es muß mit der Dauer der Einkrümmung die Gegenreaktion auf diese wachsen. Dabei kann die Wurzel nicht nur durch Wachstum den autotropischen Ausgleich vornehmen (primärer Ausgleich), sondern sie kann sich auch zum gleichen Zwecke der Kontraktion ihrer Zellen bedienen, die erfahrungsgemäß in unmittelbarem Anschluß an die Streckung erfolgt (sekundärer Ausgleich).

Auch im Stengel [15]) erfolgt eine autotropische Rückkrümmung.

---

14) Voechting 1882 Die Bewegung der Blüten und Früchte. Bonn. Simon 1912 Jahrb. wiss. Bot. **51** 81. Gradmann 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 448.

15) Tröndle 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 186. Lundegårdh 1918 Bot. Notiser. S. 65.

doch steht ihr hier nur ein verstärktes Wachstum der Konkavseite, keine Zellenkontraktion als Aktionsmittel zur Verfügung. Zum Eintritt des autotropischen Ausgleiches ist auch hier keine Eliminierung der Schwerkraft nötig; auch ohne Anwendung des Klinostaten erfolgt wenigstens eine bedeutende Abflachung des Bogens, wenn auch keine völlige Geradstreckung.

Nach Baranetzki[16]) soll der autotropische Ausgleich manchmal gewissermaßen übers Ziel hinaus schießen, so daß ihm eine zweite Krümmung in entgegengesetzter Richtung folgen, der Sproß also mehrfach pendelnde Bewegungen machen soll. Bei Nachuntersuchung durch Harder[16]) konnte diese Art des Ausgleichs nicht bestätigt werden.

Das Endresultat der geotropischen Reizung eines Stengels ist also immer, daß eine definitive Krümmung basal, an der Grenze zwischen den ausgewachsenen und den wachsenden Teilen, bestehen bleibt, und daß der ganze Gipfelteil völlig geradegestreckt wird.

Geschwindigkeit der Krümmung. Ueber die Geschwindigkeit der Krümmung wissen wir noch nichts ganz Sicheres. Die Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, sind zu recht verschiedenen Ergebnissen gekommen. Tröndle[17]) läßt die Krümmung mit gleichmäßiger Geschwindigkeit sich vollziehen. So soll z. B. bei Avena der Krümmungswinkel zwischen einer obersten Zone von 2 mm Länge und der gleichlangen anstoßenden Zone während zwei Stunden regelmäßig um 1,3^{0} in 20 Minuten fortschreiten. Die einzelnen Messungen Tröndles zeigen indes keineswegs eine solche Gleichmäßigkeit, vielmehr tritt da nach anfänglicher Zunahme wieder eine Abnahme ein, oder es folgen mehrere Oszillationen; solche sind sogar noch bei gewissen Mittelwerten aus mehreren Einzelfällen zu erkennen. Die gleichmäßige Geschwindigkeit hat Tröndle dadurch vorgetäuscht erhalten, daß er so lange Einzelwerte zusammenaddiert und dividiert hat, bis alle Differenzen weggerechnet waren. Lundegårdh[18]) unterscheidet drei Phasen bei der geotropischen Krümmung. Die erste nennt er „Start"-Phase; sie liegt vor der mit bloßem Auge wahrnehmbaren Krümmung und ist charakterisiert durch den langsamen Beginn, den Tröndle, scheint es, übersehen hat. Die zweite Phase nennt er die eumotorische; in ihr soll die Krümmung mit konstanter Geschwindigkeit weiterschreiten bis zum Beginn der plötzlich einsetzenden dritten Phase, der nach dem „Reaktionsoptimum" eintretenden „Gegenreaktion" Es will uns scheinen, als ob diese drei Phasen wohl unterscheidbar wären, wenn auch ihre Grenzen nicht so sicher feststellbar sind, und wenn auch hier die eumotorische Phase keineswegs die Gleichmäßigkeit aufweist, die Mittelwerte vortäuschen. Wir sehen auch in dieser eumotorischen Phase Oszillationen, und solche scheinen uns wesentlich. Sie deuten uns an, daß die autotropische Gegenreaktion vielleicht nicht einmal, sondern mehrfach einsetzt, bis es ihr gelingt, einen äußerlich sichtbaren Effekt, den Rückgang der Krümmung, zu bewirken. Die Annahme eines Höhepunktes, des sog. Reaktionsmaximums, will uns demnach willkürlich erscheinen.

16) Baranetzki 1901 Flora **89** 138. Harder 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 197.
17) Tröndle 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 186, hier auch eine Auseinandersetzung über die älteren Resultate Maillefers.
18) Lundegårdh 1917 Lunds Univ. Arssk. N. F. Abd. 2 **13** No. 6.

Krümmung und Wachstum. Unsere bisherigen Ausführungen zeigen, daß die geotropische Krümmung der Wurzel und des Sprosses im allgemeinen auf die Wachstumszone beschränkt ist, sie geben aber keinen Aufschluß über die Art der Aenderung des bisher geradlinigen Wachstums. Es liegen in dieser Beziehung im wesentlichen etwa die folgenden Möglichkeiten vor:

1. Das Wachstum verläuft auf einer Seite mit derselben Geschwindigkeit wie bisher:
   a) Diese Seite ist die Konkavseite; auf der Konvexseite muß also eine Steigerung des Wachstums eintreten.
   b) Diese Seite ist die Konvexseite; auf der Konkavseite muß eine Verlangsamung des Wachstums eintreten.
2. Das Wachstum ändert sich an beiden Seiten:
   Es nimmt auf der Konkavseite ab, auf der Konvexseite zu.

Im zweiten Fall kann z. B. die Abnahme des Wachstums auf der einen Seite gerade so groß sein, wie die Zunahme auf der anderen Seite, dann ändert sich also die Wachstumsgeschwindigkeit in der Achse (Mittellinie) der Wurzel, die gleich weit von der konkaven wie von der konvexen Seite liegt, gar nicht; im ersten Fall aber muß sich das Wachstum dieser Mittellinie stets ändern, es tritt eine Beschleunigung bei a, eine Hemmung bei b ein. Die Entscheidung dieser Fragen begegnet viel größeren Schwierigkeiten, als man denkt. Sie wurde in der älteren Literatur[19]) mit verhältnismäßig groben Mitteln versucht und führte im allgemeinen zu dem Resultat, daß bei ungeändertem mittleren Wachstum Zunahme auf der Konvexseite und Abnahme auf der Konkavseite stattfinde. In neuester Zeit ist die Aenderung der Wachstumsgeschwindigkeit nach geotropischer Reizung mit sehr viel feineren Mitteln und vor allem in sehr viel kürzeren zeitlichen Abständen verfolgt worden, ohne daß es indes gelungen wäre, ein entscheidendes Resultat zu erzielen.

Bei Besprechung des Einflusses der Schwerkraft auf das Längenwachstum (S. 59) wurde mitgeteilt, daß durch Clara Zollikofer[20]) der Nachweis erbracht werden konnte, daß das Längenwachstum durch eine Aenderung der Schwereeinwirkung erstens wellenförmig bewegt statt wie bisher gleichförmig, zweitens im ganzen gefördert oder gehemmt wird. Koningsberger[21]) hat diese Angaben freilich nicht voll bestätigen können; nach ihm tritt vielmehr eine „Geowachstumsreaktion“ nur dann auf, wenn ein bisher in Horizontallage rotierter Sproß aufrecht gestellt wird. Es frägt sich nun, ob diese Erscheinungen irgend etwas mit der geotropischen Krümmung zu tun haben. Da bei der entsprechenden Lichterscheinung der sog. Lichtwachstumsreaktion Blaauws (S. 45) von vielen Autoren die Ansicht vertreten wird, daß sie nicht nur mit der phototropischen Krümmung etwas zu tun habe, sondern daß sie geradezu die phototropische Krümmung ausmacht, so ist hier zu untersuchen, wie weit eine Geowachstumsreaktion an der geotropischen Krümmung beteiligt ist.

Da die experimentellen Resultate der zwei neuesten Arbeiten, die beide aus dem Utrechter Laboratorium hervorgegangen sind und beide zweifellos mit großer Sorgfalt ausgeführt wurden, zu stark divergierenden Resultaten geführt haben, ist die Frage heute nicht diskutierbar. Wenn aber wirklich die geotropische Krümmung die Folge einer einseitigen Wachstumsbeschleunigung durch die Schwere sein sollte, so muß doch auf einen sehr wichtigen Unterschied zwischen der geotropischen und der phototropischen Krümmung hingewiesen werden[22]). Dort handelt es sich darum, daß der äußere Reiz, das Licht, die zwei Seiten

---

19) Sachs 1872 Würzburger Arbeiten **1** 193; 1873 ebenda **1** 465. Noll 1888 Würzburger Arbeiten **3** 496. Luxburg 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 399.
20) Zollikofer 1922 Rec. d. trav. bot. néerl. **18** 327.
21) Koningsberger 1922 Rec. trav. bot. néerl. **19** 1.
22) Renner 1922 Zeitschr. f. Bot.

der Pflanze in ungleicher Menge trifft; dagegen kann von einer ungleichen Schwereenergie in den antagonistischen Seiten der geotropischen Krümmung keine Rede sein. Was hier verschieden ist, ist lediglich die Richtung der Schwerewirkung: sie erfolgt auf der Unterseite radial nach außen, auf der Oberseite radial nach innen. Zum Verständnis der geotropischen Krümmung aus der eventuellen Geowachstumsreaktion wäre also noch die Annahme nötig, daß eine solche nur auf den Radialdruck nach außen, nicht aber auf den nach innen erfolge. RENNER [22]) hat auf gewisse Erfahrungen von SCHTSCHERBAK [23]) hingewiesen, die eine Bestätigung für diese Annahme bringen sollen. Werden Keimsprosse von Lupinus der Länge nach median gespalten und dann durch geeignete Mittel an dem Ausgleich ihrer Gewebespannung gehindert, so ist durch diesen Eingriff ihr Wachstum zwar weitgehend beschränkt aber doch nicht ganz aufgehoben. Wird die operierte Pflanze so horizontal gelegt, daß der Spalt vertikal steht, so macht sie eine typische geotropische Krümmung, wird aber der Spalt horizontal gelegt, so verhalten sich die beiden Längshälften ganz verschieden, die obere stellt ihr Wachstum ein, die untere wächst stärker als wenn sie aufrecht stände. Wenn wirklich diese Versuche einwandfrei wären, so könnte man aus ihnen entnehmen, daß nur auf der Unterseite der horizontal liegenden Sprosse eine Wachstumssteigerung ausgelöst wird. Aber diese Versuche von SCHTSCHERBAK stehen in starkem Widerspruch mit älteren SACHSschen [24]), die nicht widerlegt sind. Und sollten etwa diese zweifelhaft sein, so bleiben die Erfahrungen von DE VRIES [25]) mit Grasknoten, die mit größter Evidenz gezeigt haben, daß in längshalbierten Teilen sowohl die obere Seite wie die untere eine geotropische Krümmung ausführt.

In allen genauer studierten Fällen ist also die nächste Ursache der Krümmung eine Differenz im Längenwachstum gegenüberliegender Seiten. Wie gewöhnlich, so geht auch hier dem Flächenwachstum der Membranen eine Dehnung durch Turgordruck voraus, die dann allmählich durch Wachstum fixiert wird. Plasmolysiert man ein Organ beim Beginn der geotropischen Krümmung, so streckt es sich demnach wieder gerade; späterhin aber ist die Krümmung eine bleibende. So können Wurzeln, die bis zu einem Radius von 18 mm geotropisch gekrümmt sind, sich wieder völlig geradestrecken, und bei einem Radius von 6 mm kann noch $^1/_3$ der Krümmung durch Plasmolyse rückgängig gemacht werden. Die Turgordehnung ist auf den beiden antagonistischen Seiten ungleich groß. Diese Differenz könnte nun daher rühren, daß der osmotische Druck auf der Konvexseite zu-, auf der Konkavseite abnähme. Untersuchungen des Salpeterwertes haben indes ergeben, daß dieser vor und nach dem Horizontallegen sich nicht ändert und auf Oberseite und Unterseite gleich bleibt. Somit ist eine Druckzunahme wenig wahrscheinlich, und die ungleiche Turgordehnung der beiden Seiten muß also mit einer Veränderung der Dehnbarkeit der Zellhäute zusammenhängen, die Konvexseite wird dehnbarer oder die Konkavseite weniger dehnbar; bei einzelligen Organen (z. B. Sporangienträger der Mucorineen) kann ja die Krümmung überhaupt nur auf einer Veränderung der Dehnbarkeit der Zellhaut beruhen [26]).

Anders als beim typischen wachsenden Sproß und der wachsenden Wurzel erfolgen die geotropischen Krümmungen in den gelenk-

---

23) SCHTSCHERBAK 1910 Beihefte z. Bot. Cbl. **25** (I) 358.

24) SACHS 1873 Flora 330 (Sprosse); 1873 Arb. Würzburg **1** 469 (Wurzeln). Diese Versuche waren in Auflage I und II angeführt. Sie sind in der III. Auflage weggeblieben, weil die Frage nach SCHTSCHERBAKS Publikation eher verwirrt als geklärt schien.

25) DE VRIES 1880 Landw. Jahrb. **9** 483. PFEFFER 1893 Abh. Leipziger Akad. **20** 408.

26) NOLL 1888 Arb. bot. Institut Würzburg **3**. KERSTAN 1907 Beitr. z. Biologie **9**. TRÖNDLE 1917 Züricher Vierteljahrschr. **62** 371.

artigen Anschwellungen, die man am Stengel oder an der Blattbasis mancher Pflanzen findet[27]) (Tradescantia, Dianthus, Gräser). Hier tritt zweifellos nach geotropischer Reizung eine beträchtliche Zunahme der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit ein, ja es kann sogar, besonders bei den Gräsern vorkommen, daß sie durch einen geotropischen Reiz von neuem ihr Längenwachstum aufnehmen, nachdem sie zuvor völlig ausgewachsen waren. Bei geotropischer Krümmung erfährt die Unterseite eines Grasknotens eine sehr starke Verlängerung; sie wird in kurzer Zeit doppelt bis fünffach so lang als zuvor, während die Oberseite mit Gewalt komprimiert wird und schon äußerlich die Folgen der Kompression durch Falten anzeigt. Einige Zahlen[28]) mögen das näher illustrieren:

Cinquantino Mais

Länge der Knoten in mm	Oberseite	Unterseite	Obers.	Unters.	Obers.	Unters.
Vor der Krümmung	4,3	4,1	4,0	5,0	5,0	5,0
Nach der Krümmung	2,5	9,0	3,0	11,0	4,5	12,5
Veränderung	—1,8	+4,9	—1,0	+6,0	—0,5	+7,5

An die Knoten der Gräser, die ja Blattknoten sind, schließen sich eine ganze Reihe von polsterförmigen Verdickungen an, die sich an der Basis oder an der Spitze von Blattstielen finden; sie behalten alle die Wachstumsfähigkeit länger als die benachbarten Stielteile und sie nehmen nach äußeren Reizen ihr Längenwachstum wieder auf[29]). Aber auch verholzte Zweige unserer Bäume können an mehrjährigen, in sekundärem Dickenwachstum begriffenen Stellen geotropische Krümmungen ausführen, zu denen die jungen Zweige und Wurzeln der Dikotylen nicht befähigt sind[30]). Es wurde vermutet, daß die Krümmungen hier darauf beruhen, daß die aus dem Cambium hervorgehenden Elemente auf beiden Seiten verschiedene Länge annehmen.

Obwohl diese geotropischen Krümmungen verholzter Achsen jetzt von vielen Autoren[31]) beschrieben worden sind, fehlt doch noch eine eingehende Untersuchung über ihre mechanischen Ursachen, und es ist wohl möglich, daß die einseitige Verlängerung nicht vom Cambium, sondern vom Parenchym des Grundgewebes ausgeht[32]), dies um so mehr, als nach Errera auch monokotyle Stämme (Dattel) solche Krümmungen ausführen können.

Reizwirkung der Schwerkraft. Halten wir fest, daß die Krümmung im allgemeinen auf ungleichem Wachstum opponierter Seiten beruht, daß bei positivem Geotropismus eine erdwärts gekehrte Seite im Wachstum gehemmt, eine zenithwärts stehende aber gefördert wird, und daß bei negativem Geotropismus die Wachstums-

---

27) Barth 1894 Geotr. Wachstumskrümmungen der Knoten. Diss. Leipzig. Kerstan s. Anm. 26.

28) Sachs 1872 Arb. Würzburg **1** 206.

29) Moebius 1899 Festschr. f. Schwendener S. 37. Berlin. Sperlich 1910 Unters. an Blattgelenken. Jena; 1911 Sitzber. Wien. Akad. **120** I 349. Ficker 1911 Dauer d. Orientierungsvermögen d. Laubblätter. Diss. Leipzig.

30) Vgl. Noll 1895 Flora **81** 36.

31) Vgl. Meischke 1899 Jahrb. wiss. Bot. **33** 363 Anm. 1. Hartig 1901 Holzuntersuchungen. Berlin. Jost 1901 Bot. Ztg. **59** 1. Baranetzki 1901 Flora **89** 138. Lundegårdh 1916 Svenska Vetensk. Akad. Handl. **56** 13. Cavara Bot. Cbl. 88 118.

32) Engler 1918 Tropismen und exzentr. Dickenwachstum. Zürich. Errera 1904 Bull. Soc. bot. d. Belg. **42**.

verteilung die umgekehrte ist, dann müssen wir die Frage aufwerfen: „Wie kann die Schwerkraft das Wachstum so beeinflussen, und vor allen Dingen, wie kann sie es in verschiedenen Organen gerade in entgegengesetztem Sinn beeinflussen“? Eigentlich haben wir die Frage schon beantwortet, wenn wir den Geotropismus als eine Reizbewegung bezeichneten; denn der Sinn dieser Bezeichnung kann ja offenbar nur der sein, daß wir annehmen, die Schwerkraft spiele bei der Krümmung nur die Rolle des auslösenden Reizes, sie wirke nicht rein mechanisch. In der Tat ist das unsere heutige Auffassung der Sache, und diese ist eigentlich selbstverständlich, wenn man die diametral entgegengesetzte Wirkung derselben äußeren Kraft in positiv und negativ geotropischen Organen ins Auge faßt. Die Geschichte unserer Wissenschaft[33]) zeigt aber, daß diese Auffassung erst durch harte Arbeit errungen worden ist und keineswegs von Anfang an selbstverständlich schien. Tatsächlich suchte noch in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts ein Forscher von der Bedeutung wie W. Hofmeister[34]) die Wirkung der Schwerkraft, kurz gesagt, in rein mechanischer Weise zu erklären. Hofmeister schrieb dem krümmungsfähigen Teil der Wurzel einen „weichen“ Aggregatzustand zu und ließ die Krümmung durch das Gewicht der Spitze zustande kommen. Auf seine Vorstellung über die negativ geotropische Krümmung wollen wir nicht eingehen; sie hat nur noch historische Bedeutung. Die Theorie von der „breiweichen“ Wurzelspitze hat zwar ebenfalls nur historische Bedeutung, sie ist aber auch heute noch sehr lehrreich, denn sie zeigt, wie selbst bedeutende Männer unter der Herrschaft einer vorgefaßten Meinung blind gegen die Tatsachen werden, sie mahnt also dazu, den Tatsachen in erster Linie Wert beizulegen, die Theorie nur als das zu nehmen, was sie sein soll, der stets wechselnde Ausdruck der „konzentrierten Erfahrung“. Ohne vorgefaßte Meinung hätte ja Hofmeister an jeder beliebigen Wurzel sehen müssen, daß ihre Spitze eher noch sprödem Glas als erwärmtem Siegellack vergleichbar ist. Auch hatte schon Johnson gezeigt, daß man das Gewicht der Wurzelspitze durch ein Gegengewicht äquilibrieren kann, ohne daß die geotropische Abwärtskrümmung unterbleibt. Schon 1829 hatte Pinot gefunden, daß die Wurzelspitze bei der geotropischen Krümmung auch in Quecksilber einzudringen vermag, also einen sehr bedeutenden Außendruck überwinden kann. Doch diese Versuche aus älterer Zeit[35]) wurden von Hofmeister nicht anerkannt, und erst Frank[36]) gelang es, die verkehrte Auffassung vom passiven Herabsinken der Wurzelspitze zu beseitigen und im wesentlichen die richtige Anschauung anzubahnen, wenn er sagte, daß es sich beim Geotropismus um „eine aktive eigentümliche Kraft handle, die

33) Vgl. Schober 1899 Anschauungen über den Geotropismus seit Knight. Hamburg.

34) Hofmeister 1863 Jahrb. wiss. Bot. **3** 77.

35) Johnson 1828 Vgl. Linnaea 1830 **5** 145 (Literaturbericht). Pinot 1829 Ann. sc. nat. (1) **17** 94. Der Johnsonsche Versuch wurde erst durch Giltay (1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 305) in exakte Form gebracht. Giltay fand, daß die Wurzelspitze von Vicia faba auf den einen Arm einer Wage drückend, ein am andern Arm wirkendes Gewicht, das 50—500 mal so schwer ist wie sie, zu heben vermag. Der Versuch von Pinot fand durch Harreveld (1903 Kon. Akad. Amsterdam Proceedings) Nachuntersuchung und Bestätigung.

36) Frank 1868 Beitr. zur Pflanzenphysiologie. Leipzig.

erst durch die Schwerkraft im Innern des Pflanzenteils ausgelöst worden ist". Konsequenter wurde die Wirkung der Schwere als eine auslösende aber erst von PFEFFER[37]) und von SACHS aufgefaßt. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß schon 1824 DUTROCHET[38]) von Auslösung gesprochen hatte, freilich aber später wieder andere Vorstellungen entwickelte.

Wenn schon die Abwärtskrümmung der Wurzel mit einer beträchtlichen Arbeitsleistung verbunden sein kann, so ist eine solche bei der geotropischen Aufwärtskrümmung unter allen Umständen nötig, weil es sich ja um die Hebung einer Last handelt, und weil diese zumeist an einem viel größeren Hebelarm wirkt, als bei der Wurzel. Erst in neuerer Zeit hat PFEFFER[39]) die Arbeitsleistung in den Knoten geotropisch sich krümmender Gräser studiert, und MEISCHKE[40]) hat andere Pflanzen mit derselben Fragestellung untersucht. Es ergab sich, daß die zur Wirkung kommende Energie Werte erreicht, wie man sie auf Grund der S. 241 besprochenen Arbeitsleistung durch Wachstum erwarten konnte. Speziell wurde dann noch gezeigt, daß zur Aufrichtung eines Grashalmes die zur Verfügung stehende Energie tatsächlich nahezu nötig ist, während sich bei anderen geotropischen Krümmungen in der Regel ein großer Energieüberschuß zeigt, der auch noch bei erheblicher Mehrbelastung des Gipfels die Aufrichtung erlaubt. Doch wir können hier nicht in Details eintreten, es genügt uns zu wissen, daß die bei der Krümmung geleistete Arbeit nicht von der Schwerkraft geliefert wird. *Die Energie für die Bewegung stellt eben die Pflanze selbst in ihren wachsenden Teilen, die Schwerkraft wirkt nur auslösend.*

Reaktionszeit. — Präsentationszeit. Wenn die Schwerkraft nur durch das Gewicht der bewegten Teile wirkte, so ließe sich ihr Erfolg, die Art und Größe der Krümmung, nach mechanischen Prinzipien bestimmen. Wirkt sie aber als Reiz, so haben wir erst experimentell festzustellen, inwieweit die Krümmung von der Dauer, der Intensität und der Richtung der Kraft abhängt. Auch bei schnell reagierenden Objekten vergeht doch immer eine *meßbare* Zeit, etwa 10—80 Minuten, bis das horizontal gelegte Organ eine eben sichtbare Krümmung aufweist, und diese von Außenverhältnissen weitgehend abhängige „Reaktionszeit" bemißt sich bei anderen Objekten (z. B. Grasknoten) auf viele Stunden. Es ist aber gar nicht nötig, die Pflanzen bis zum Eintritt einer sichtbaren Reaktion zu reizen, es genügt schon eine kürzere Zeit. Werden die Objekte nach Ablauf dieser Frist vertikal gestellt oder rotieren sie auf dem Klinostaten, so erfolgt doch später die geotropische Krümmung. Wir sehen also eine „*Nachwirkung*" der geotropischen Reizung nicht nur eintreten, wenn das Organ während der Krümmung über die Ruhelage hinausgeht (S. 257), sondern auch dann, wenn die Reizung, lange bevor ein äußerlich sichtbarer Erfolg eingetreten war, wieder aufgehoben wird. Das Minimum von Zeit, während welcher geotropische

---

37) PFEFFER 1875 Periodische Bewegungen. Leipzig; 1893 Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verh. Ges. d. Naturf.).

38) DUTROCHET 1824 Physiol. Unters. über die Beweglichkeit d. Pflanzen u. Tiere. OSTWALDS Klassiker **154**. Leipzig 1906.

39) PFEFFER 1893 Druck u. Arbeitsleistung. Abh. Kgl. Ges. Leipzig **20**.

40) MEISCHKE 1899 Jahrb. wiss. Bot. **33** 337.

Reizung stattfinden muß, wenn eine eben noch mit bloßem Auge sichtbare Krümmung durch Nachwirkung erfolgen soll, nennt man die „Präsentationszeit“ des geotropischen Reizes. Sie ist für „normale“ Außenbedingungen bei Blütensprossen von Capsella zu 2 Minuten, bei Blütensprossen von Sisymbrium, Plantago und bei Hypokotylen von Helianthus zu 3 Minuten, bei anderen Objekten (Keimsprossen von Phaseolus, Vicia, Cucurbita, Gräsern) zu 4 bis 12 Minuten gefunden worden; selten beträgt sie (Lupinus albus, Hypokotyl) 20—25 Minuten. Für den Zeitpunkt des Eintretens der Reaktion (Reaktionszeit) ist es ganz gleichgültig, ob andauernd oder nur bis zum Betrage der Präsentationszeit gereizt wurde; durch die Einwirkung des geotropischen Reizes während der Dauer der Präsentationszeit wird also schon das Minimum der Reaktionszeit erreicht[41]).

Die Angaben über die Größe[41]) der Präsentations- und Reaktionszeit sind insofern noch ungenau, als sich gezeigt hat, daß die einzelnen Individuen einer Art sehr beträchtliche Unterschiede aufweisen. Untersucht man diese Zeiten also statistisch, so erhält man wie bei anderen Eigenschaften der Organismen ausgesprochene Variationskurven. Die Abweichungen vom Mittelwerte können nur zum geringsten Teil durch äußere Ungleichmäßigkeiten während des Experiments bedingt sein, vielmehr rühren sie von genotypischen Differenzen im Versuchsmaterial wie auch von äußeren Einflüssen bei der Entwicklung der benutzten Samen her. Nach den Studien von Tröndle betrug die mittlere Reaktionszeit für den Hafer 32 Minuten, für die Kressewurzel 21 Minuten, doch reagierten einzelne Haferpflanzen schon nach weniger als 14 Minuten, andere nach mehr als 49 Minuten. Und bei der Kresse wurden Reaktionszeiten unter 10′, andererseits noch über 60′ gefunden. Nach Paal dürfte die „Streuung“, die Abweichung vom mittleren Wert um so größer sein, je weiter die Versuchsbedingungen von den optimalen sich entfernen.

Intermittierende Reize. Man wird vermuten dürfen, daß auch eine noch kürzere Reizung, eine Reizung unter der Präsentationszeit, nicht spurlos an der Pflanze vorübergeht, wenn sie auch nicht zu einer sichtbaren Krümmung führt. Tatsächlich liegen denn auch Erfahrungen vor, welche diese Vermutung bestätigen: die Erfahrungen über intermittierende Reize. Eine intermittierende Reizung wird mit Hilfe des intermittierenden Klinostaten erzielt. Zuerst hat Darwin, später haben Fitting und Kniep[42]) einen solchen Apparat angegeben. Dieser gestattet beliebige Abwechslung in der Dauer der Reizzeit und der Ruhezeit, erlaubt auch, das Objekt nicht nur abwechselnd in die vertikale und in die horizontale Lage zu bringen, sondern zwei ganz beliebige Lagen zu kombinieren, was später (S. 269) für uns von Interesse sein wird. Im wesentlichen das gleiche Ziel kann man aber auch mit dem gewöhnlichen Klinostaten erreichen, wenn man die Pflanze so an ihm anbringt, daß ihre Achse mit der Klinostatenachse einen Winkel von 45° bildet, und daß die

---

41) Bach 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 57. Tröndle 1915 Neue Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. **51** 1, auch Maillefer 1913 Bull. Soc. Vaudoise **48** 411. Paal 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 122.

42) Fr. Darwin 1892 Annals Bot. **6** 245. Fitting 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 221 u. 331. Kniep 1910 Jahrb. wiss. Bot. **48** 1.

Klinostatenachse selbst um 45° aus der Horizontalen abgelenkt ist (Fig. 98). Dann beschreibt die Pflanze bei der Rotation des Klinostaten einen Kegelmantel und nimmt in zwei opponierten Stellungen eine horizontale und eine vertikale Lage ein. Läßt man nun den Klinostaten so rasch gehen, wie das möglich ist, ohne daß Störungen durch zentrifugale Wirkungen eintreten, so erfolgt doch immer noch eine geotropische Krümmung. FITTING fand eine solche z. B. noch bei einer Umdrehung pro Sekunde; in diesem Fall dauerte also die Einzelreizung durch die Schwerkraft nur einen Bruchteil einer Sekunde. Die Versuche mit schräger Klinostatenachse sind auch noch von einem anderen Gesichtspunkte aus von Interesse. Sie weisen überzeugend nach, daß bei horizontaler Achse die Krümmung nur deshalb ausbleibt, weil die Einzelreize sich gegenseitig aufheben. Es wäre also vollkommen falsch zu glauben, daß auf dem Klinostaten keine geotropische Reizung erfolgt[43]). Daß eine solche in der Tat eintritt, zeigen auch die Knoten der Gräser, die bei Horizontallage zur Wiederaufnahme des Wachstums veranlaßt werden und die auch auf dem Klinostaten das Wachstum wieder aufnehmen[44]), aber begreiflicherweise allseitig.

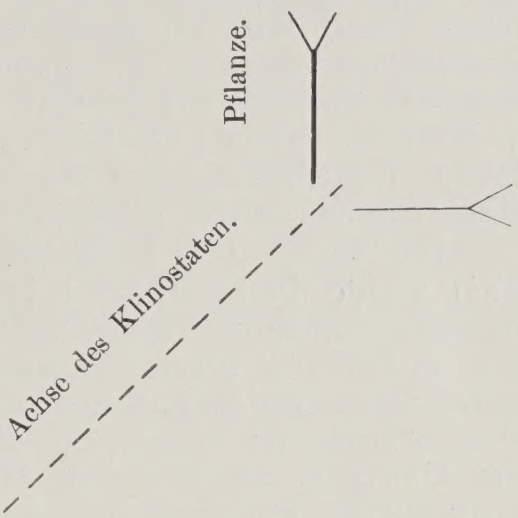


Fig. 98.

Die Tatsache, daß einzeln unwirksame (unterschwellige) Reize durch Summierung zu einer Krümmung führen, kann man zunächst einmal zur Prüfung der früher ausgesprochenen Ansicht benutzen, daß Schwerkraft und Zentrifugalkraft von der Pflanze nicht unterschieden werden. In der Tat konnte RUTTEN-PEKELHARING[45]) zeigen, daß ein Schwerkraft- und Fliehkraftreiz, deren jeder einzeln etwas zu kurz ist, um eine Krümmung herbeizuführen, nacheinander einwirkend zu einer Reaktion führen. Verstehen kann man aber die Summierung solcher unterschwelliger Reize nur, wenn man annimmt, daß auch schon der Einzelreiz eine gewisse Veränderung in der Pflanze herbeiführt, die eine Zeitlang nachklingt und dann von dem folgenden Einzelreiz weiter gesteigert wird. In dieser Auffassung wird man bestärkt durch Erfahrungen FITTINGS bei

43) Der Klinostat muß sich sehr gleichmäßig drehen, wenn er wirklich seinen Zweck, geotropische Krümmungen auszuschließen, erfüllen soll. Jede periodisch wiederkehrende Veränderung der Geschwindigkeit kann zu geotropischer Reizung durch Summation führen (HARREVELD 1907 Rec. trav. bot. néerl. 3 173). Aber auch für sorgfältige Horizontalstellung der Achse muß man sorgen, da sonst die Pflanze auf verschiedenen Seiten unter verschiedenem Winkel gereizt wird! Dagegen kann die Pflanze selbst einen ganz beliebigen Winkel mit der horizontal stehenden Rotationsachse einschließen (FITTING 1905 Jahrb. wiss. Bot. 41 221 u. 331).

44) RISS 1915 Zeitschr. f. Botanik 7 145. RISS weist nach, daß für die Wiederaufnahme des Wachstums nicht nur die querangreifende Schwerkraft verantwortlich zu machen ist, sondern daß auch die Aufhebung der Längskraft (S. 269) mitbeteiligt ist.

45) RUTTEN-PEKELHARING 1910 Rec. trav. bot. néerl. 7.

intermittierender Reizung. Ist zunächst die Dauer der abwechselnden Reizung und Ruhe gleich groß, so muß zur Erzielung einer Krümmung so lange gereizt werden, bis die Summe der Einzelreize gleich der Präsentationszeit ist.

Die Reaktionszeit aber wird um so viel verlängert, als die Pausen zwischen den Reizungen betragen[46]). Verlängert man nun die Ruhezeiten z. B. bis zum Fünffachen der Reizzeiten, so bleibt die Präsentationszeit noch unverändert. Man kann aber die Ruhepausen zwischen den Einzelreizen nicht beliebig verlängern, denn die Einzelreize klingen allmählich ab. Dies ist der Fall, wenn die Pause bei den Objekten FITTINGS 12mal, bei denen ZIELINSKIS[47]) 20—50mal so lange währt wie die Reizwirkung. Schon vorher aber macht sich Einwirkung längerer Ruhepausen in der Steigerung der Präsentationszeit geltend; sie beträgt z. B. 12—15 Minuten (gegen 6 bis 7 Minuten normal) bei Reiz : Ruhe = 1 : 11. Daß in solchen Fällen langer Ruhepausen auch der Eintritt der Krümmung verzögert, die Reaktionszeit stark verlängert werden muß, ist selbstverständlich.

Bei der ersten Aufstellung des Begriffes Präsentationszeit wurde dieser wesentlich anders gefaßt. CZAPEK[48]) verstand darunter diejenige minimale Reizdauer, die eben noch zu einer Reizwirkung führte. Demnach wären also geotropische Reizungen unter Präsentationszeitgröße wirkungslos. Daß aber tatsächlich der Präsentationszeit keineswegs diese Bedeutung zukommt, zeigte schon der Umstand, daß man mit Hilfe des Mikroskopes auch noch geotropische Krümmungen nach kürzerer Reizung feststellen kann. Vor allem aber ist durch die Erfolge der intermittierenden Reizung bewiesen, daß sehr viel kürzere Reize als solche von Präsentationszeitgröße noch physiologische Effekte haben. Ja es ist ganz zweifelhaft, ob es überhaupt Reize gibt, die wegen zu geringer Dauer völlig spurlos an der Pflanze vorübergehen. Somit war auch die Auffassung CZAPEKS, daß auf dem Klinostaten die Reizwirkung der Schwere ganz aufgehoben sei, irrig. Und wenn neuerdings KONINGSBERGER[49]) wieder zu demselben Resultat kommt, so scheint uns dieses durchaus im Widerspruch mit den Tatsachen zu stehen, die auf dem intermittierenden Klinostaten oder an der schrägen Klinostatenachse gewonnen worden sind.

Die „Präsentationszeit" ist uns also heute nichts als ein Maß für die Größe der geotropischen Reizung; zwei Reize sind gleichgroß, die die gleiche Präsentationszeit haben. Es ist lediglich eine Frage der Zweckmäßigkeit, wie man die Präsentationszeit fassen will. Als unzweckmäßig hat sich ergeben, sie mikroskopisch[50]) zu bestimmen, denn je stärker die Vergrößerung, desto leichter läßt sich zwar eine

---

46) TRÖNDLE 1915 (zit. Anm. 41) S. 66. TRÖNDLE hat diese Verlängerung der Reaktionszeit nur für den Fall, daß Reizzeiten und Ruhezeiten gleich groß sind, erwiesen; ob auch bei länger dauernden Pausen dieselbe Gesetzmäßigkeit gilt, wäre zu untersuchen. FITTING hat wesentlich andere Angaben über die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung gemacht.

47) ZIELINSKI 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 81.

48) CZAPEK 1898 Jahrb. wiss. Bot. **32** 183.

49) KONINGSBERGER 1922 Rec. trav. bot. néerl. **19** 1.

50) MOISESCU 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 364. POLOWZOW 1909 Unters. über Reizerscheinungen. Jena MAILLEFER 1910 Bull. Soc. Vaud. **46** 238. FITTING 1913 Handwörterbuch Naturw. **8** 237. Jena.

Krümmung beobachten, doch fällt es schwer, sie von beliebigen autonomen Krümmungen und Lastkrümmungen[51]) zu scheiden. Bestimmt man sie aber makroskopisch, so ist es keineswegs eine Prinzipienfrage, sondern Geschmackssache, ob man die „gerade eben sichtbare" Krümmung benutzt oder nach dem Vorgang von Arisz[52]) eine Krümmung von bestimmter Größe. Vielfach hat gerade die erste makroskopisch sichtbare Asymmetrie sich mit besonderer Schärfe wahrnehmen lassen. Die so definierte Präsentationszeit bleibt auch dann bestehen, wenn, wie das manche Autoren[53]) versichern, eine wirkliche Reaktionszeit gar nicht existieren sollte, wenn unmittelbar nach dem Horizontallegen schon die geotropische Reaktion wenigstens mit Hilfe des Mikroskops sich nachweisen ließe, was indes ganz gewiß nicht generell der Fall ist.

Intensitätswirkungen. Neben der Einwirkungsdauer der Schwerkraft auf die Pflanze haben wir auch ihre Intensität zu beachten. Da diese nicht variiert werden kann, benutzen wir die Zentrifugalkraft zu solchen Versuchen, studieren also die Abhängigkeit der Reaktionszeit und Präsentationszeit von der Größe dieser Kraft. Ueber die Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Reizgröße belehren uns die Versuche Rutten-Pekelharings[45]) an Avena-Keimlingen.

Größe der Fliehkraft	Präsentationszeit in Sekunden	Zeit × Kraft
46 *g*	7	322
24 „	12	287
4,84 „	60	290
0,76 „	415	315
0,25 „	1300	325
0,14 „	2230	312
0,08 „	3900	312
0,04 „	7800	312

Die Präsentationszeit ist also der wirksamen Kraft umgekehrt proportional; bei kleinen Schleuderkräften ist sie sehr groß und sie wird immer kürzer, je größer die Intensität der Fliehkraft wird. So kommt es, daß das Produkt aus der Reizintensität und der Reizdauer eine Konstante ist. Das heißt aber, es kommt für die Pflanze darauf an, eine bestimmte „Reizmenge" zu erhalten, und es ist ganz gleichgültig, ob diese Menge durch hohe Intensität bei kurzer Dauer oder durch geringe Intensität bei entsprechend langer Dauer erzielt wird. Dieses Gesetz, das zweifellos keine unbegrenzte Gültigkeit besitzt, wird als „Reizmengengesetz oder Produktgesetz" bezeichnet; es ist zuerst von Blaauw und Fröschel für den Phototropismus ausgesprochen worden vgl. S. 310), dann für den uns hier interessierenden Geotropismus von Maillefer und Pekelharing[54]), obwohl es auch schon aus Beobachtungen Fittings und Bachs[41]) hätte abgeleitet werden können.

Nicht so einfach gestaltet sich die Abhängigkeit der Reak-

51) Maillefer 1913 Bull. Soc. Vaudois.
52) Arisz 1915 Recueil d. trav. bot. néerl. **12** 44.
53) Polowzow Anm. 50. Bose 1901 Plant response. Maillefer 1913 Anm. 51.
54) Maillefer 1909 Procès-verbaux Soc. Vaud. sc. nat. **17** II. 1909. Pekelharing 1909 Proc. Kon. Akad. v. Wetensch.

tionszeit von der Reizgröße. Wie TRÖNDLE[55]) durch mühsame Untersuchungen festgestellt hat, bestehen enge Beziehungen zwischen der Reaktionszeit und der Präsentationszeit. Die Reaktionszeit setzt sich nämlich zusammen aus einer Konstante K plus der Präsentationszeit. Da die Präsentationszeit von der Reizmenge bestimmt wird, so gilt das also auch für die Reaktionszeit. TRÖNDLE fand

	Größe der Zentrifugalkraft	Reaktionszeit	Präsentationszeit	K = Reaktionszeit minus Präsentationszeit
	g	Min.	Min.	Min.
Kresse-	25,1	19,3	0,3	19,0
wurzel	4,0	21,1	2,0	19,1
	1,0	27,4	8,0	19,4
	0,5	34,9	15,8	19,1
Hafer-	3,5	31,7	0,9	30,8
Koleoptile	0,9	34,5	3,5	30,0
	0,5	37,5	6,5	31,0
	0,2	45,5	14,7	30,9
	0,15	52,2	21,3	30,9
	0,11	62,4	31,4	31,0

Stellt man diese Abhängigkeiten in Form von Kurven dar, so haben diese die Gestalt von Hyperbeln.

Nach TRÖNDLES Auffassung erfolgt während der Präsentationszeit der physiologische Prozeß, der vielfach als „Erregung" bezeichnet wird und den wir mit MAILLEFER lieber „Induktion der geotropischen Krümmung" nennen wollen. Nur wenn diese Induktion eine bestimmte Größe erreicht hat, kann sie später, d. h. nach Ablauf der Zeit K eine sichtbare Krümmung hervorrufen. K bezeichnet TRÖNDLE als Transmissionszeit. Wenn dieses Wort mehr als ein anderer Name für K sein soll, wenn wirklich TRÖNDLE geglaubt hat, daß nur während dieser Zeit K eine Umsetzung der Induktion in die Reaktion stattfindet, dann muß es zurückgewiesen werden, denn zweifellos dürfen wir nicht annehmen, daß erst nach Ablauf der Präsentationszeit unsichtbare Prozesse beginnen, die dann in der sichtbaren Krümmung gipfeln; vielmehr ist sicher, daß diese Prozesse schon vor der Vollendung der Präsentationszeit beginnen, daß also Induktion und Transmission und auch die Krümmung ineinander übergreifen. Es kann aber in Anbetracht des großen Materials, das TRÖNDLE beigebracht hat, an der Richtigkeit seiner Formel $R = P + K$ nicht gezweifelt werden. Will man sie ohne Hypothese in Worte kleiden, so wird sie etwa so lauten: wenn durch die Reizvorgänge eine gewisse Höhe der Induktion erzielt ist, dann dauert es noch eine bestimmte Zeit, bis die Krümmung sichtbar wird[56]).

Richtung der Kraft. In sehr auffallender Weise tritt uns das Reizmengengesetz wieder entgegen, wenn wir die Angriffsrichtung der Schwerkraft untersuchen. SACHS hat zuerst ausgesprochen, daß eine senkrecht zum Organ gerichtete Schwerkraft oder Zentrifugalkraft maximalen Erfolg hat und daß alle schräg angreifenden Kräfte im Verhältnis des Sinus ihres Winkels wirksam

55) TRÖNDLE 1910 Jahrb. f. wiss. Bot. 48 171; 1915 s. Anm. 41. Kritische Bemerkungen dazu: FITTING 1913 Handwörterb. „Reizerscheinungen". LUNDEGÅRDH 1918 Bot. Notiser S. 95.

56) Die Konstanz dieser „Transmissionszeit" im Falle intermittierender Reizung hat TRÖNDLE unseres Erachtens nicht genügend erwiesen.

sind. Bewiesen hat dieses sog. Sinusgesetz dann FITTING[57]), indem er auf zwei gegenüberliegenden Seiten eines Organs die Schwerkraft unter gleichem oder ungleichem Winkel angreifen ließ. Bei gleichem Winkel und gleicher Dauer heben sich dann beliebig viele solcher antagonistischer Einzelreize vollkommen auf, vorausgesetzt, daß jeder einzelne nicht wesentlich länger als während der Präsentationszeitdauer einwirkt. Dabei kommt es ausschließlich auf den Winkel an, den die Schwerkraft mit der Längsachse des Organs bildet, es ist aber völlig gleichgültig, ob sie diesen Winkel in der Richtung nach der Organbasis oder -spitze bildet. Ist aber bei derartig intermittierender Reizung die Reizdauer auf den antagonistischen Seiten verschieden, so erfolgt stets Krümmung im Sinne der länger gereizten Seite. — Werden ungleiche Winkel miteinander kombiniert, so erfolgt bei gleicher Dauer der Reizungen eine Krümmung im Sinne derjenigen Reizlage, die dem rechten Winkel näher liegt. Man kann aber auch dann eine Krümmung vermeiden, wenn man die Reizung im spitzeren Winkel entsprechend länger ausdehnt; dann muß Reizungsdauer mal Sinus des Einwirkungswinkels in beiden Lagen den gleichen Wert ergeben. Daraus wird man zunächst einmal schließen, daß, wie schon betont, das Reizmengengesetz auch hier gilt, zweitens aber, daß es sich bei der Schwerkraftwirkung um einen Druck handelt. Denn die Schwerkraft wird ja bei anderer Einwirkungsrichtung auf ein Organ nicht geändert; geändert, und zwar im Verhältnis zum Sinus des Winkels, wird nur der Druck, den sie auf die Seitenlinien des Organs ausübt.

Damit lernen wir eine neue Methode kennen, um Reize zu messen: die „Kompensationsmethode"; zwei Reize sind gleich, wenn sie, gleichzeitig oder unmittelbar hintereinander auf antagonistische Flanken wirkend, sich aufheben. Es versteht sich, daß man mit Hilfe dieser Methode das Reizmengengesetz nicht nur bei Variation der Einwirkungszeit des Reizes, sondern auch bei Variation der Reizintensität prüfen kann. War durch die eben erwähnten Untersuchungen FITTINGS das Gesetz für schräg angreifende Schwerereize, also Reize unter 1 *g* bewiesen, so konnte HILEY[58]) durch Schleuderversuche seine Gültigkeit auch bei Werten von 2 bis 21 *g* nachweisen.

Man könnte versucht sein, zu glauben, daß eine Schwerereizung in der Längsrichtung der Pflanze ganz ohne Erfolg sei. Die Versuche von MARIE-MARTHE RISS[59]) haben aber gezeigt, daß starke Längsreize (Schleuderkräfte von 12—100 *g*) einen einseitigen Schwerereiz nicht zur Wirkung kommen lassen. Wurzeln der Lupine, die z. B. mit 12 *g* in der Längsrichtung 20—24 Minuten lang geschleudert wurden, während gleichzeitig die Schwerkraft einseitig auf sie einwirkte, blieben dauernd gerade, während Kontrollen, die ohne Längskraft einseitig gereizt waren, deutliche Krümmungen zeigten. Die Längskraft übt also zwar keinen tropistischen Reiz aus, hat aber hemmenden Einfluß auf die geotropische Krümmung.

---

57) FITTING 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 221; vgl. auch MARKLUND 1917. Finsk. Vetensk. Soc. Förh. **59** A. No. 23.

58) HILEY 1913 Annals of Bot. **27** 719; vgl. auch das Ref. von M. RISS Zeitschr. f. Bot. 1914.

59) RISS 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 157.

Werden schwächere Längskräfte verwendet (z. B. 2 *g*), so ist der Unterschied zwischen den Versuchswurzeln und den Kontrollen geringer, doch will Riss auch bei 1 *g* in der Längsrichtung noch deutliche Wirkung bemerkt haben. Das müßte dann aber schließlich dahin führen, daß auch die Längskraft, die in jeder schief angreifenden Schwerkraft als Komponente steckt, hemmend wirkt, so daß also das Sinusgesetz für kleinere Winkel keine Gültigkeit haben könnte. Tatsächlich zieht denn auch M.-M. Riss diese Konsequenz. Da aber die eingehenden Studien Tröndles[60]) neuerdings das Sinusgesetz mit größter Präzision auch für die kleinen Winkel bestätigt fanden, müssen die Ergebnisse von Riss nochmals revidiert werden[61]), vor allem unter Berücksichtigung der inzwischen gewonnenen Erkenntnis von der weitgehenden Variabilität der geotropischen Reaktion, also unter Zugrundelegung eines größeren Materials.

Koningsberger[21]) vermutet übrigens, daß die Wirkung der Längskraft in Wurzeln und Sprossen verschieden sei — in Wurzeln soll nach Riss eine Hemmung eintreten, im Sprosse hat er eine Förderung gefunden. Aus dieser Verschiedenheit sucht er den positiven bezw. negativen Geotropismus von Wurzel und Sproß herzuleiten. Ehe man ihm hierin folgen kann, wird es nötig sein, die Hemmung in der Wurzel mit den gleichen Methoden zu erweisen, mit denen die Förderung im Sproß erwiesen wurde. Einstweilen scheinen uns die Erfahrungen von Riss mit denen von Koningsberger nicht vergleichbar.

Die Wirkung der Schwerkraft in der Längsrichtung der Pflanze darf man sich keinesfalls so vorstellen, als ob die Pflanze durch sie in der Ruhelage festgehalten werde.

Ganz anders als die Längskraft wirkt eine querangreifende, aber allseitig wirkende, also eine diffuse Schwerewirkung, wie man sie dadurch erzielt, daß die Pflanze während der Rotation auf dem Zentrifugalapparat gleichzeitig um ihre Längsachse gedreht wird. Solche diffuse Schwerereizung bleibt ohne jeden Einfluß auf den Erfolg einer vorhergehenden oder nachfolgenden einseitigen Reizung. Die diffuse Reizung stumpft hier also für einseitige nicht ab[62]).

Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß in anderen Fällen eine abstumpfende Wirkung der Schwerkraft doch festgestellt werden konnte. Fitting hat bestimmt, wie groß der Unterschied zweier geotropischen Reize sein muß, damit diese sich nicht einfach aufheben, sondern eine Krümmung im Sinne der längeren Reizung ergeben. Verwendet wurden Einzelexpositionen von 25 Sekunden bis 360 Sekunden Dauer, die durch mehrfache Wiederholung wirksam gemacht wurden. Es ergab sich, daß stets dann eine Krümmung eintrat, wenn mindestens das Verhältnis von 100:104 Sek. erreicht war. War also eine Exposition = 25 Sek., so mußte die antagonistische 26 Sekunden betragen; war die eine = 25 Minuten, so genügte als antagonistische nicht etwa eine Reizung mit 25′ 1″, sondern es

60) Tröndle 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 295.

61) Bremekamp 1915 (Proceed. Ak. Amsterdam S. 1290) bestätigt die Erfahrungen von M. Riss mit der Modifikation, daß die inverse Längskraft keine Hemmung, vielmehr eine Förderung des geotropischen Erfolges einer gleichzeitigen Querreizung zur Folge hat; dabei wirkten in der Länge und in der Quere je 1 *g*.

62) Riss Jahrb. wiss. Bot. **53** 173.

waren 26 Minuten nötig. Das heißt aber: es kommt nicht einfach die Differenz der Reizmengen zur Geltung, sondern die Reize beeinflussen sich, es tritt eine Abstumpfung ein. In den Fällen, wo das Verhältnis der beiden Reize, das gerade eben zu einem Erfolg führt, konstant ist, spricht man vom WEBERschen Gesetz (vgl. S. 317). Merkwürdigerweise fand FITTING, als er nicht die Zeiten verglich, während deren eine antagonistische geotropische Reizung dauert, sondern als er die Schwerkraft unter verschiedenen Winkeln einwirken ließ, dieses Gesetz nicht bestätigt. Es scheint freilich die Möglichkeit vorzuliegen, aus seinen Zahlen einen anderen Schluß zu ziehen.

Es wurde oben gesagt, daß nur die Größe des Winkels, den die Schwerkraft mit der Längsachse eines Organs bildet (neben der Dauer der Reizung), für den geotropischen Erfolg von Bedeutung ist, daß es aber ganz gleichgültig ist, ob dieser Winkel nach oben oder nach unten sich öffnet. Demnach ist zu erwarten, daß eine Wurzel oder ein Sproß ebensowohl in ihrer Normallage wie auch in

Fig. 99. Zwei abgeschnittene Sprosse von Physostegia, der eine (rechts) mit der Basis, der andere (links) mit der Spitze in feuchtem Sand in Horizontallage fixiert. Geotropische Krümmung im feuchten Raum. Schwach verkleinert.

der inversen Lage, d. h. wenn sie auf dem Kopfe stehend in der Richtung der Schwerkraft sich befinden, keinerlei geotropische Krümmung ausführen. Der erste Eindruck eines solchen Versuches spricht freilich gegen diese Erwartung; denn für gewöhnlich krümmen sich invers stehende Wurzeln in kurzer Zeit abwärts, inverse Sprosse aufwärts. Aber diese Reaktionen sind erst die Folge kleiner, auf inneren Ursachen beruhender Krümmungen, durch welche ein Heraustreten aus der Ruhelage bedingt ist. Werden invers gestellte Pflanzen an der Ausführung solcher „endonomer" Krümmungen mechanisch verhindert, so tritt niemals eine geotropische Krümmung als Nachwirkung auf dem Klinostaten hervor. Immerhin ist ein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Ruhelagen zu konsta-

tieren; die Normalstellung ist nämlich eine stabile, die Inversstellung eine labile Ruhelage. Ein Organ, das aus der Inversstellung etwas abgelenkt ist, kehrt nicht wieder in diese, sondern in die Normallage zurück. Allein wir haben es in der Hand, die stabile in die labile Ruhelage überzuführen und umgekehrt; wir brauchen zu dem Zweck nur den Punkt zu ändern, an dem der Pflanzenteil befestigt ist[63]). Operieren wir mit abgeschnittenen Zweigen, und fixieren wir sie z. B. in horizontaler Lage an der Spitze, so tritt dieselbe Reaktion ein wie am normalen basal fixierten Zweig, d. h. die nach unten schauende Seite erfährt die Wachstumsförderung; der äußere Erfolg ist aber ein ganz anderer, die Basis krümmt sich nach oben und hat nun in inverser Stellung ihre stabile Ruhelage (Fig. 99).

Grenzen des Reizmengengesetzes. Es ist mehrfach auf die Bedeutung des Reizmengengesetzes hingewiesen worden. Es muß aber betont werden, daß es keineswegs den ganzen Reizprozeß, sondern nur die ersten Partialvorgänge beherrscht. Es nimmt nämlich die als „Induktion" bezeichnete physiologische Reaktion nur anfangs proportional der Reizmenge zu; später hört diese Proportionalität völlig auf. Das ergibt sich zunächst einmal aus den Versuchen mit Reizung unter verschiedenen Winkeln. Exponiert man einen Stengel etwas kürzer, als seine Reaktionszeit beträgt, unter 90°, einen zweiten Stengel unter 45° zur Schwerkraft, so müßte bei einer Zunahme der Induktion proportional der Reizmenge die Krümmung im ersten Fall ungleich weiter gehen als im zweiten Fall. Tatsächlich krümmen sich beide Stengel ungefähr gleich stark. Zweitens ist darauf hinzuweisen, daß auch bei weit über die Reaktionszeit hinaus dauernder Reizung (bei Dauerreizung) die Größe der Krümmung keineswegs in gleichem Maß zunimmt wie die zugeführte Reizmenge: sahen wir doch, daß jede Krümmung sich wieder abflacht. Unter gewöhnlichen Bedingungen wird sich eine solche Reizung über die Reaktionszeit hinaus nicht lange durchführen lassen, weil die eintretende Krümmung wenigstens den Spitzenteil des Organs der Schwerereizung entzieht. Verhindert man aber durch mechanische Mittel, z. B. übergeschobene Glasröhren oder durch Eingipsen, die Krümmung, so kann man die Reizmenge unbegrenzt erhöhen. Es bilden sich dann auch Spannungen in dem Organ aus, und diese führen nach Aufhebung der Hemmung rasch zu einer Krümmung, aber die Größe dieser Krümmung ist keineswegs proportional dem wirksamen Reiz. Wir können sagen: der Reiz kann unbegrenzt gesteigert werden, die Reaktionsgröße ist stets eine endliche. Offenbar liegt das daran, daß schon frühzeitig im Organismus Gegenreaktionen erweckt werden, die darauf hinwirken, die primären Reaktionen abzuschwächen.

Diese Gegenreaktionen sind nichts anderes als der früher (S. 257) besprochene Autotropismus. Hatten wir dort festgestellt, daß dieser nach dem Eintreten einer Krümmung sich geltend macht, so zeigt sich jetzt bei Betrachtung der gewaltsam gehemmten Krümmung, daß schon die physiologischen Vorgänge, die der sichtbaren Krümmung vorausgehen, autotropische Gegenreaktionen auslösen. Auch haben weitere Studien[64]) gezeigt, daß jede Krümmungstendenz,

63) Frank 1868 Beitr. zur Pflanzenphysiologie. Leipzig. Noll 1892 Ueber heterogene Induktion. Leipzig.

64) Ohno 1908 Jahrb. wiss. Bot. **45** 601.

die nach gehöriger Induktion in der Pflanze sich ausgebildet hat, im Laufe der Zeit wieder abklingt, mag dabei die Verhinderung der Krümmung auf mechanischem Wege oder durch Kältewirkung erzielt sein. Daß aber auch unterschwellige Induktionen wieder abklingen, wurde schon bei Besprechung der intermittierenden Reizung erwähnt.

Analyse des Reizvorganges. Aus dem bisher Mitgeteilten läßt sich schon mit größter Sicherheit entnehmen, daß zwischen der Einwirkung der Schwerkraft einerseits und der geotropischen Krümmung andererseits eine ganze Reihe von Prozessen liegt, in deren Wesen wir eine freilich noch sehr beschränkte Einsicht haben. Es ist selbstverständlich, daß zunächst die Schwere eine rein physikalische Wirkung in der Pflanze haben muß. Die Schwere muß durch das Gewicht, das sie einem Teil der Pflanze oder der Zelle verleiht, einen Druck ausüben — wir kommen auf diesen Punkt alsbald zurück (S. 276). Die Folge dieses Druckes ist eine uns unbekannte, zunächst rein physikalische Veränderung im Protoplasma, vermutlich eine Kompression. Wenn auch bisher nicht nachgewiesen wurde, daß diese Veränderung von einer bestimmten Einwirkungsdauer der Schwere abhängt, so müssen wir das doch vermuten; wir müssen annehmen, daß die Schwerkraft eine gewisse Zeit braucht, um diese Veränderung in der Pflanze zu bewirken. Auf diese erste, rein physikalische Wirkung der Schwere folgt dann — genügende Intensität und Dauer ihrer Einwirkung vorausgesetzt — der physiologische Prozeß, den man die „Induktion“ nennt. Und dieser physiologische Prozeß, der sich langsam entwickelt, jedenfalls viel langsamer als die physikalischen oder chemischen Wirkungen, denen er folgt, hat die Eigentümlichkeit, sich lange Zeit zu erhalten, „nachzuklingen“. So ist ein Nachklingen von 12—50mal der Zeitdauer der Reizung sicher beobachtet.

Auf diesem Nachklingen der Induktion beruht die Möglichkeit des Reizerfolges bei intermittierender Reizung, auf dem allmählichen Abklingen aber die Grenzen, die dieser Art von Reizung gezogen sind. Durch intermittierende wie durch kontinuierliche Reizung wird zu der ersten Induktion eine zweite hinzugefügt und schließlich erreicht die Induktion die Größe, die sich später in einer Krümmung dokumentiert; die Induktion hat jetzt den „Schwellenwert“ für die Krümmung überschritten.

Daß die Induktion der geotropischen Krümmung etwas anderes ist als die Krümmung selbst, ein physiologischer Vorgang, der der Krümmung vorausgeht, das läßt sich aus mehrfachen Gründen entnehmen; am deutlichsten wird es, wenn Induktion und Reaktion an verschiedenen Orten erfolgen; dann zeigt sich außerdem noch ein dritter Prozeß, den man Reizleitung genannt hat. Es war CH. DARWIN[65]), der aus Versuchen, die schon in gleicher Weise von CISIELSKI ausgeführt waren, schloß, daß die geotropische Induktion bei der Wurzel im Vegetationspunkt erfolge, in einer Entfernung von einigen Millimetern von der Stelle, an der die Krümmung eintritt. Das wurde aus Dekapitationsversuchen geschlossen, bei denen nach Abtragung einer Spitze von 1 mm Länge nach Horizontallegen keine Krümmung erfolgt, während bei Wurzeln, die zuerst horizontal gelegt

65) CH. DARWIN 1881 Bewegungsvermögen d. Pflanze. (Deutsch v. CARUS.) Stuttgart.

waren und dann dekapitiert wurden, eine normale geotropische Krümmung eintritt. Die Methode, deren sich Darwin bediente, war vielen Zweifeln ausgesetzt[66]; dasselbe gilt von einem anderen, von Czapek ausgeführten Experiment. Erst die von Piccard[67] ersonnene Versuchsanstellung hat zu einer definitiven Klärung der Frage geführt. Entsprechend gewissen Versuchen Rotherts mit phototropischer Reizung (vgl. S. 320) hat Piccard[67] Wurzeln an verschiedenen Stellen ihrer wachsenden Endregion mit verschieden gerichteter Zentrifugalkraft gereizt. Das geschah in folgender Weise: Die Wurzel wird unter einem Winkel von 45° zu der Achse einer rasch laufenden Zentrifuge befestigt, so daß ihre Spitze auf der einen Seite der Achse, die Basis auf der anderen Seite sich befindet. Wie das Diagramm Fig. 100 ergibt, werden dann Basis und Spitze in antagonistischer Weise gereizt. Solche Wurzeln zeigen aber immer eine einheitliche Krümmung[68] und diese fällt:

1) bei einer Spitzenlänge von 1½ oder mehr Millimeter so aus, als ob die Spitze allein geotropisch gereizt worden wäre;

2) bei einer Spitzenlänge von 1 mm oder weniger, als ob die Basis allein geotropisch gereizt worden wäre.

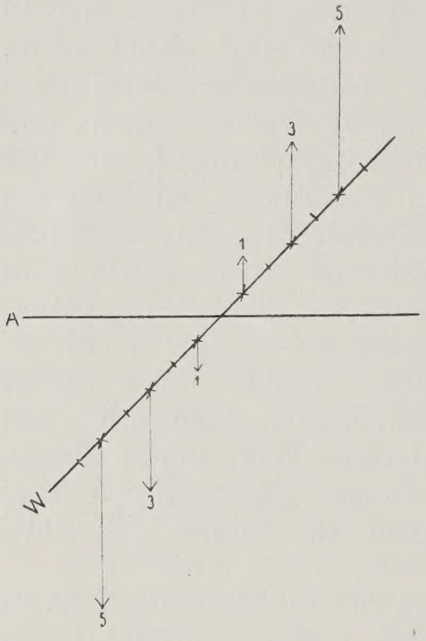


Fig. 100. *A* Achse der Zentrifuge. *W* Richtung der Wurzel. In bestimmten Abständen von der Achse ist die Richtung und Größe der wirksamen Zentrifugalkraft eingezeichnet.

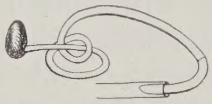


Fig. 100a. Keimling von Sorghum, mit der Spitze in Horizontallage befestigt. Nach Fr. Darwin[69].

Aus diesen Versuchen folgt, daß die äußerste Spitze der Wurzel jedenfalls empfindlicher für die Schwerkraftwirkung ist, als die entfernteren Zonen der wachsenden Strecke, und daß eine Reizleitung zu letzteren stattfindet — denn die Krümmung erfolgt ja (einerlei, ob ihre Richtung von der Spitze oder von der Basis diktiert wird) immer an der gleichen Stelle in einer Entfernung von 3—4 mm von der Spitze. Die Versuche lassen aber weiter erkennen, daß auch in der Wachstumszone ein Schwerereiz induziert wird. Das gleiche läßt sich auch aus Versuchen mit dekapitierten Wurzeln entnehmen, die zwar auf eine gewöhnliche geotropische Reizung gar nicht reagieren, dagegen nach Einwirkung von größeren Reizen[68a] (Fliehkräfte von einigen *g*) nach mehreren Stunden ebenfalls geotropische Krümmungen aufweisen. Sie reagieren um so langsamer, je größer die Dekapitation ist. Wir müssen uns nach alledem vorstellen, daß die

66) Vgl. Rothert 1894 Flora **78** 179. Czapek 1895 Jahrb. wiss. Bot. **27** 269.
67) Piccard 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 94.
68) Haberlandt 1908 Jahrb. wiss. Bot. **45** 575. Jost 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 161. Dewers 1914 Beih. Bot. Cbl. **31** (I) 309.
68a) Newcombe 1909 Beih. Bot. Cbl. **24** (1) 183. Jost und Stoppel 1912 Zeitschr. f. Bot. **4** 206.

Zone maximaler Empfindlichkeit in der Spitze liegt und daß von da aus die Empfindlichkeit basalwärts rasch abnimmt. Ob aber etwa die Wurzelhaube oder das Transversalmeristem die maximale Empfindlichkeit besitzt, konnte bisher nicht entschieden werden.

In neuester Zeit hat SNOW[68a]) eine von anderen Autoren beim Phototropismus (vgl. S. 321) ausgearbeitete Methode auf den Geotropismus übertragen. Er hat die abgeschnittene Wurzelspitze dem Stumpf mit Gelatine wieder angesetzt und fand solche Wurzeln geotropisch reizbar. Die Versuche beweisen nicht streng, daß der Reiz an der Spitze aufgenommen und zur Wachstumszone geleitet wird, denn die Spitze könnte auch rein „tonisch" zu dem geschilderten Effekt führen (vgl. S. 276, Versuche MIEHES).

Neben der Wurzel ist im Sproß des Keimlings einiger Gräser, besonders gewisser Paniceen, ein Organ gefunden worden, dem man zum mindesten eine erhöhte Empfindlichkeit in der Spitze zusprechen muß. Wie FR. DARWIN[69]) zeigte, macht ein Keimling von Sorghum, der an der Spitze fixiert und horizontal gelegt wird, die Windungen, die in Fig. 100a dargestellt sind. Wenn die Wachstumszone durch Aufkrümmung in die Vertikale eingerückt ist, steht also der Krümmungsimpuls noch nicht still. Daraus muß man entnehmen, daß in dem Spitzenteil des Keimlings eine stärkere geotropische Empfindlichkeit herrscht als in der Wachstumszone, und daß eine Reizleitung aus jener in diese erfolgt. Daß aber die geotropische Sensibilität auf die Spitze allein beschränkt ist, darf man aus diesem Versuch nicht schließen. Nun hat aber weiter GUTTENBERG[70]) an verschiedenen Graskeimlingen Versuche mit der PICCARDschen Methode ausgeführt und hat wenigstens für einen von diesen, den Keimling von Setaria italica gezeigt, daß die Wachstumszone die Krümmung ausführt, während die Spitze in erster Linie den Reiz aufnimmt. Bei den Paniceen, zu denen neben Sorghum auch diese Setaria gehört, ist der Keimling aus zwei distinkten Teilen aufgebaut: dem Blatt (Kotyledo, Koleoptile) und einem darunter befindlichen Stengelglied (Epikotyl, Hypokotyl). Während an jungen Keimlingen geotropische Krümmungen sowohl im Hypokotyl wie im Kotyledo ausgeführt werden, ist späterhin — wenn der Kotyledo ausgewachsen ist — die Krümmungsfähigkeit ganz auf das Hypokotyl beschränkt. Auf dem PICCARD-Apparat aber zeigt sich, daß gleichstarke Impulse in Basis und Spitze dann ausgelöst werden, wenn die Achse mitten durch die Koleoptile geht. Es ist dabei ganz gleichgültig, wie lang das Hypokotyl ist. Je länger dieses aber ist, desto höhere Reizkräfte wirken auf es ein. Der Versuch beweist also nicht nur, daß das Hypokotyl geotropisch unempfindlich ist[71]), sondern er zeigt zugleich, daß innerhalb der Koleoptile die Empfindlichkeit recht gleichmäßig verteilt ist[72]). Andere Gräser verhalten sich, mit derselben Methode geprüft, anders. Avena z. B. hat ähnlich wie die Wurzel eine von der Spitze nach der Basis zu allmählich abnehmende Empfindlichkeit.

---

69) FR. DARWIN 1899 Annals Bot. **13** 567.

70) GUTTENBERG 1911 Jahrb. wiss. Bot. **50** 289, vgl. auch DARWIN 1908. WIESNER-Festschrift Wien.

71) Nach gewissen Erfahrungen an Ranken kann man, streng genommen, nur sagen: das Hypokotyl vermag auf direkten geotropischen Reiz nicht zu reagieren, wohl aber auf zugeleiteten. Es ist nämlich möglich, daß in ihm eine Induktion stattfindet, aber weitere Glieder des Reizprozesses fehlen.

72) Eine Nachprüfung der GUTTENBERGschen Resultate durch DEWERS 1913 (s. Anm. 68) hat nicht zu einer vollständigen Bestätigung derselben geführt.

Das hatte schon Rothert[73]) vermutet, weil er beobachten konnte, daß die geotropische Krümmung in der Spitze beginnt. In der Spitze ist aber das Wachstum recht gering. Wenn trotzdem die Krümmung hier früher beginnt als in der raschest wachsenden Zone, so muß eben eine höhere Induktion vorliegen.

Blicken wir zurück, so müssen wir uns sagen, daß in gewissen Fällen eine ausschließliche oder überwiegende geotropische Spitzeninduktion, verbunden mit Reizleitung, nachgewiesen ist. Bei der Mehrzahl der Stengel besteht eine solche aber sicher nicht, denn vielfach können beliebige spitzenlose Stengelstücke normale geotropische Krümmungen ausführen. Von großem Interesse für die ganze Frage nach der Spitzeninduktion sind übrigens noch gewisse, von Miehe[74]) studierte Sprosse, bei denen eine sehr deutliche Abhängigkeit der geotropischen Reizbarkeit von der Spitze besteht, obwohl zweifellos nicht in dieser die Geoinduktion erfolgt. Die Spitze hat hier nur insofern Bedeutung, als sie die Reizbarkeit des ganzen Organs bedingt. Auch in der Wurzel spielt vielleicht diese „tonische" Funktion der Spitze neben der induktorischen eine Rolle (S. 275).

Wir kennen nun also neben der Induktion und Reaktion auch noch die Reizleitung. Worin diese besteht, wissen wir freilich nicht. Klar ist nur, daß nicht der Reiz, sondern irgendein physiologischer Zustand sich fortpflanzt. Und diese Fortpflanzung scheint im großen und ganzen nur basalwärts zu erfolgen[75]). Wenn wir nun auch festgestellt haben, daß der geotropische Reizprozeß sich aus mindestens dreierlei verschiedenen Vorgängen zusammensetzt, so darf man doch nicht glauben, daß diese zeitlich scharf voneinander getrennt wären, also z. B. der Beginn der Reaktion erst dann erfolge, wenn Induktion und Leitung ganz beendet seien. Daß die Einzelprozesse ineinander greifen, läßt sich z. B. für Induktion und Krümmung aus den folgenden Erfahrungen[76]) entnehmen: Erfolgt die geotropische Reizung im luftverdünnten Raum, die Bewegung aber unter normalen Bedingungen, so findet man eine erhöhte Präsentationszeit. Wird umgekehrt die Reizung unter normalen Bedingungen und nur die Reaktion im luftverdünnten Raum ausgeführt, so ergibt sich eine Verlängerung der Reaktionszeit. Läßt man aber den ganzen Reizvorgang im luftverdünnten Raum vor sich gehen, so verlangsamt er sich nicht so stark, wie man erwarten müßte, wenn die Reaktion erst nach Vollendung der Präsentationszeit einsetzte.

Primäre Wirkung der Schwerkraft. Wir wenden uns jetzt der weiteren Frage zu, welches wohl die primäre Wirkung der Schwerkraft ist und wie diese zur Induktion führt. Der Knightsche Versuch läßt keinen Zweifel darüber, daß die Schwerkraft nur durch die Massenbeschleunigung, die sie allen Körpern erteilt, also nur durch ein Gewicht auf die Pflanze einwirkt. Aber es ist freilich, wie wir gesehen haben (S. 262), nicht etwa das Gewicht des die Krümmungszone überragenden Teiles der Pflanze, denn dieses können wir unwirksam machen, ohne die Bewegungen zu verhindern. Es muß

73) Rothert 1894 Beitr. z. Biol. **7** 189.

74) Miehe 1902 Jahrb. wiss. Bot. **37** 527.

75) Guttenberg (zit. in 70) hat auf gewisse Erscheinungen aufmerksam gemacht, die für Reizleitung auch in umgekehrter Richtung sprechen. Dewers (vgl. Anm. 68) hat das bestätigt. Eine eingehende Untersuchung über die Richtung der Reizleitung bleibt aber noch auszuführen. Eine gleichzeitige akropetale und basipetale Leitung, die Dewers postuliert, ist schwer vorstellbar.

76) Paal 1911 Jahrb. wiss. Bot. **50** 1. Ameijden 1917 Rec. trav. bot. néerl. **14** 149.

sich also um eine Gewichtswirkung im Innern der Pflanze, ja sogar im Innern der einzelnen Zelle handeln. Da aber nicht selten die Hauptmasse des Protoplasmas in strömender Bewegung ist, so kann nur die ruhende Hautschicht, wie Noll[77]) dargelegt hat, den Schwerereiz aufnehmen. Sie muß auf einen an verschiedenen Seiten der Zelle ungleichen Druck in besonderer Weise reagieren. Nehmen wir nun an, die ganze Innenmasse der Zelle, also die Vakuole und das strömende Plasma, verursachten die Gewichtswirkung, so müßte auch bei vertikaler Stellung der Zelle ein Seitendruck auf die Hautschicht ausgeübt werden; zwei gegenüberliegende Wandteile hätten dann aber den gleichen Druck auszuhalten. Neigen wir nun die Zelle etwas aus der Lotlinie heraus, so wird sofort auf einer beliebigen Stelle der Unterseite ein größerer Druck herrschen als auf der gegenüberliegenden Stelle der Oberseite. Allein wenn man bedenkt, daß durch den osmotisch wirksamen Zellinhalt stets ein erheblicher Druck auf das Wandplasma ausgeübt wird, so kann man kaum annehmen, daß die geringe Druckveränderung beim Neigen der Zelle die geotropische Reaktion auslöse. Macht man mit Noll[78]) die sehr bescheidene Annahme, der Turgordruck betrage nur 3 Atmosphären, so lastet dadurch auf der Hautschicht der Zelle in jeder Lage der Druck einer Wassersäule von 30 m; nehmen wir den Durchmesser der Zelle zu 0,1 mm, so würde bei Horizontallage die Unterseite ein Plus von 0,1 mm Wasserhöhe mehr zu tragen haben, als die Oberseite; die Pflanze müßte also auf die Zunahme des Druckes von 30000,0 auf 30000,1 mm reagieren, und bei schwacher Neigung der Zelle müßte eine noch geringere Druckdifferenz wirksam sein.

In neuerer Zeit ist eine andere Hypothese aufgestellt worden, die sogenannte Statolithenhypothese. Sie geht auf eine Anregung Nolls[78]) zurück. Dieser hielt es für möglich, daß im Protoplasma, speziell in der Hautschicht, submikroskopische Strukturen gegeben sein könnten, die in ihrer Funktion mit den Statocysten niederer Tiere, z. B. der Krebse, identisch seien. Bei diesen wird ja die Wahrnehmung der Schwerkraftwirkung durch einen schweren Körper, „Statolith", vermittelt, der, der Schwere folgend, seine Lage ändert und dementsprechend auf verschiedene Stellen eines kleinen Hohlraumes, der mit Nervenenden ausgerüstet ist, einwirkt. An diese Vorstellung knüpften dann fast gleichzeitig Němec und Haberlandt[79]) an. Sie betrachteten eine ganze pflanzliche Zelle als Analogon der tierischen Statocyste. Das wandständige Plasma entspricht deren Nervenenden, leicht bewegliche, dem Zug der Schwere folgende Stärkekörner ersetzen den „Statolithen". Nur wenn der Statolith auf die äußere Tangentialwand drückt, sollen die Veränderungen eintreten, die zu geotropischen Krümmungen führen.

Stärkekörner, die dem Einfluß der Schwere schnell folgen und dementsprechend bei aufrechter Stellung der Pflanze auf eine andere Stelle der Hautschicht drücken, als bei schiefer oder horizontaler Lage, finden sich in der Tat in vielen Pflanzen, sie sind z. B. in den Stengeln regelmäßig in der Stärkescheide, in den Wurzeln in einer zentralen Zellgruppe der Haube vorhanden; Fig. 101 zeigt sie in der Spitze des Gramineenkotyledons. Die Zellen mit solcher beweg-

77) Noll 1888 Arb. Würzburg **3** 532.
78) Noll 1902 Ber. Bot. Ges. **20** 403.
79) Němec 1900 Ber. Bot. Ges. **18** 241. Haberlandt 1900 Ber. Bot. Ges. **18** 261.

licher Stärke werden nun von den genannten Autoren für die Aufnahmeorgane des Schwerereizes angesprochen. Als Beweis für diese Ansicht[80]) wurde vor allem darauf hingewiesen, daß zwischen dem Vorhandensein von Statolithenstärke und geotropischer Reizbarkeit ein weitgehender Parallelismus besteht, daß solche bewegliche Stärkekörner keiner höheren Pflanze fehlen, daß sie in der Wurzelhaube und in der Stärkescheide sogar solcher Pflanzen sich finden, die sonst nirgends in ihren Geweben Stärke ausbilden. Umgekehrt findet sich in nicht geotropisch reagierenden Organen keine Stärke, oder keine bewegliche Stärke.

Frühzeitig wurden aber auch schon Versuche ausgeführt in der Absicht, die Stärke zu entfernen und dadurch ein zuvor geotropisches Organ ageotropisch zu machen. Alle diese Versuche blieben bis in die neueste Zeit erfolglos, weil stets mit dem Verschwinden der Stärke so weitgehende Schädigung der Zellen verknüpft war, daß man eine geotropische Reaktion nicht mehr von ihnen erwarten konnte. Erst Clara Zollikofer[81]) ist es gelungen, ein entscheidendes Experiment auszuführen. Sie konnte bei Keimlingen einiger Kompositen durch anfängliche Beleuchtung und darauf folgende Verdunklung die Statolitkenstärke völlig entfernen, während ein freilich verringertes Wachstum und auch die phototropische Reizbarkeit erhalten blieb. So vorbehandelte Keimlinge waren nun wirklich geotropisch nicht reizbar. Wenn aber nach erneuter Belichtung die Statolithenstärke regeneriert war, trat wieder geotropische Krümmung ein.

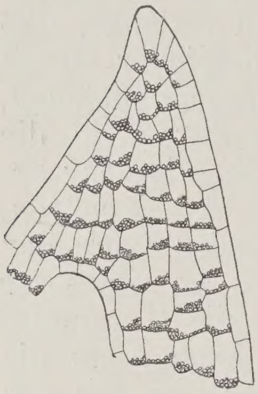


Fig. 101. Kotyledonarspitze von Panicum miliaceum. Nach Němec[79]).

In anderer Weise hat Stahl[82]) die Stärke zum Verschwinden gebracht. Nach ihm schwindet sie durch längeren Aufenthalt in „Laboratoriumsluft" ebenso im Stengel wie in Wurzelspitzen, wenn die Pflanzen schwach beleuchtet werden. Auch er konstatiert nach Aufzehren der Stärke Fortdauer der phototropischen, aber Ausbleiben der geotropischen Bewegung.

Damit scheint nun die lange erfolglos gesuchte Basis für die Statolithentheorie gefunden, und diejenigen, die Bedenken gegen sie geäußert haben, müssen nun zugestehen, daß in der Tat der Druck von Stärkekörnern auf das Protoplasma die geotropische Reizung bedingen kann. Aber freilich die Verlagerung dieser Stärkekörner in der Zelle scheint keine unentbehrliche Bedingung für das Zustandekommen einer geotropischen Reizung zu sein. So haben denn auch die Anhänger der Statolithentheorie zugeben müssen, daß in manchen Fällen unbewegliche Stärke Statolithenfunktion hat [z. B. bei Caulerpa[83])], ja, daß selbst die Stärke ganz fehlen [z. B. bei Pilzen und bei Wurzelhaaren[83])] und doch geotropische Reizung erfolgen kann. In diesen Fällen muß also anderen unbekannten Zellinhaltskörpern Statolithenfunktion zugeschrieben werden, bzw. das unbewegliche Korn muß die Druckwirkung auf sensibles Protoplasma

80) Eine Zusammenstellung der für die Statolithentheorie sprechenden Argumente findet man in Haberlandts Phys. Anat. 5. Aufl. 1918. Moebius 1918 Flora **111** 396.

81) Zollikofer 1918 Beitr. z. allg. Botanik **1** 399.

82) Stahl 1909 Flora **111** 52.

83) Knoll 1909 Sitzber. Wien. Akad. **118** I 576. Bischoff 1912 Beih. Bot. Cbl. **28** (1) 94. Haberlandt 1906 Sitzber. Wien. Akad. **115** (I) 577.

vermitteln können. Inwieweit nun solche Apparate mit unbeweglicher Stärke oder ganz ohne Stärke etwa weniger leistungsfähig sind als umlagerungsfähige Statolithen, das bedarf noch eingehender Untersuchung. — Auch die physiologische Forschung hat gezeigt, daß eine Umlagerung der Statolithenstärke zur Erzielung einer geotropischen Induktion nicht nötig ist. Sowohl Rotationsversuche wie namentlich auch intermittierende Reizung führen auch ohne einseitige Ansammlung von Stärke zur geotropischen Krümmung[84]).

Der Druck, der von den Statolithen auf das sensible Plasma ausgeübt wird, kann nicht direkt zu einer Krümmung führen. Sekundäre Veränderungen müssen ihm zunächst folgen. Daß diese schließlich früher oder später auf chemischem Gebiete liegen, ist wohl selbstverständlich. Alle Versuche, solche chemischen Veränderungen in geotropisch sich krümmenden Organen nachzuweisen, müssen deshalb sehr willkommen sein, um so willkommener, je frühzeitiger nach Beginn der Reizung sie einsetzen, je wahrscheinlicher es also ist, daß sie wirklich die Ursachen und nicht etwa gar die Folgen der Krümmung treffen. Die Resultate solcher Studien sind aber einstweilen noch so gering, daß es sich kaum lohnt, sie einzeln aufzuführen; erwähnt sei nur, daß schon Gr. Kraus[85]) und im Anschluß an ihn Eva Schley[86]) und Philipps[87]) die Veränderung des Zucker- und Säuregehaltes und Wassergehaltes verfolgt haben, während Czapek[88]) ein Phenolderivat studierte.

Neben chemischen hat man auch nach physikalischen[89]) Aenderungen in geotropisch gereiztem Protoplasma gesucht. Nach Weber sollte die Viskosität des Protoplasmas durch die Reizung erheblich zunehmen. Eine Nachuntersuchung durch Cl. Zollikofer hat gezeigt, daß die Resultate Webers nicht richtig sind. Ebenso ist es auch mit histologischen[90]) Studien gegangen; die Behauptung, daß die Schwerkraftreizung histologische Aenderungen in der Zelle herbeiführen, konnte nicht bewiesen werden.

Erwähnung verdient hier auch die Beobachtung von Haberlandt (1914 Sitzber. Berl. Akad.), wonach in den Brutknospen von Lunularia der Druck von Stärkekörnern, am Thallus aber der Druck des Protoplasmas und des Kernes den Schwerereiz bedingen. Hier handelt es sich freilich nicht um geotropische Krümmungen, sondern um Barymorphosen.

84) Fitting 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 387.

85) G. Kraus 1880, 1884 Abh. Naturf. Ges. Halle **15** 1; **16** 1.

86) Schley 1913 Bot. Gaz. **56** 480.

87) Phillips 1920 Bot. Gaz. **69** 168.

88) Czapek 1898 Jahrb. wiss. Bot. **32** 175; 1906 Jahrb. wiss. Bot. **43** 361. Czapek versucht nachzuweisen, daß in geotropisch gereizten Wurzelspitzen ein Phenolderivat sich anhäuft (dessen Identifizierung mit Homogentisinsäure nach Schulze 1907 Zeitschr. f. physiol. Chemie **50** 508, jedenfalls nicht zutrifft). Die Anhäufung dieses Stoffes soll dadurch bewirkt werden, daß sein unter normalen Umständen stattfindender enzymatischer Abbau durch ein Antienzym gehemmt wird. Die Tatsache als solche ist durchaus nicht sicher festgestellt. (Grottian 1909 Beihefte Bot. Cbl. **24** I 255) und ihre Deutung macht noch größere Schwierigkeiten. Da die Vermehrung dieses Stoffes auch nach phototropischen und hydrotropischen Reizen eintritt, so ist klar, daß sie keine Beziehungen zur Aufnahme des Schwerereizes haben kann. Mit der Krümmung hat sie aber auch nichts zu tun, denn sie erfolgt ja hauptsächlich in der gerade bleibenden Spitze. Weitere erfolglose Studien über chemische Aenderung nach geotropischer Reizung bei Grafe u. Linsbaur 1909/10 Sitzungsber. Wien. Akad. **118** (I) 907; **119** (I) 827.

89) Heilbronn 1914 Jahrb. wiss. Bot. **54** 357, vgl. auch 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 284. Weber 1916 Jahrb. wiss. Bot. **57** 129. Zollikofer 1918 Beitr. z. allg. Botanik **1** 449.

90) Němec 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 80.

b) Plagiotrope Organe.

Wir haben bisher ausschließlich solche Pflanzenteile betrachtet, die, wie die Hauptwurzel oder der Hauptsproß, ihre Gleichgewichtslage in der Lotlinie haben, und die sich mit ihren wachsenden Teilen in diese wieder zurückkrümmen, wenn sie in irgendeine andere Lage gebracht worden sind. Wir nennen solche Organe orthotrope (parallelotrope) und unterscheiden zwei Formen des Geotropismus an ihnen, den negativen und den positiven. Nun lehrt aber jeder auch flüchtige Blick auf die Pflanzenwelt, daß es eine Menge von Pflanzenteilen gibt, die ihre Ruhelage in einer anderen Stellung als der vertikalen finden, und diese nennen wir plagiotrop, einerlei ob sie schief nach oben, schief nach unten oder horizontal gerichtet sind. Es ist möglich, daß ein orthotropes Organ, wenn außer der Schwerkraft noch eine andere äußere richtende Kraft auf es einwirkt, unter dem Einfluß der beiden Kräfte aus der Lotlinie herausrückt, etwa so, wie eine beliebige Masse bei dem gleichzeitigen Angriff von zwei Kräften, die in verschiedener Richtung wirken, sich nach einer dritten Richtung hin bewegt, die nach dem bekannten Satz vom „Parallelogramm der Kräfte“ leicht aufgefunden werden kann. Um solche Erscheinungen handelt es sich hier nicht; plagiotrop sollen vielmehr solche Organe heißen, welche unter dem Einfluß einer einzigen äußeren richtenden Kraft, hier also der Schwerkraft, ihre Ruhelage nicht in der Lotlinie finden. Dabei muß es einstweilen dahingestellt bleiben, ob irgendwelche Innenkräfte sich mit dem Einfluß der Schwerkraft kombinieren.

Radiäre Organe. Um gleich ein recht charakteristisches Beispiel vorzuführen, beginnen wir mit den horizontal wachsenden unterirdischen Rhizomen, die man in vorzüglicher Ausbildung z. B. bei Heleocharis palustris[91]) vorfindet. Werden solche unterirdische Sprosse von Heleocharis in ein mit lockerer Erde gefülltes Gefäß verpflanzt, dessen eine Wand aus einer Glasplatte besteht, so kann man die Richtung des sehr ansehnlichen Neuzuwachses leicht beobachten. Ist das Rhizom in der natürlichen Lage eingepflanzt, so erfolgt der Zuwachs in der geradlinigen Verlängerung des alten Rhizoms; wird aber die Spitze schräg nach oben oder nach unten gekehrt, so tritt jedesmal eine Krümmung ein, durch welche der Zuwachs in scharfem Knie in die Horizontallage zurückgebracht wird. Wenn dagegen beim Einpflanzen eine Drehung um die Achse vorgenommen wird, etwa so, daß die bisherige eine Flanke oder die Unterseite nach oben kommt, so erfolgt keinerlei Reaktion; ohne Krümmung oder Drehung setzt das Rhizom sein horizontales Wachstum fort. Man muß aus diesen Versuchen schließen, daß sich die Rhizome von Heleocharis nicht wie die orthotropen Organe in die Richtung, sondern senkrecht zur Richtung der Schwerkraft einstellen. Eine Differenz zwischen den einzelnen Seiten existiert aber nicht; das Rhizom ist also radiär. Für die Rhizome von Scirpus und Sparganium[91]), ferner von Adoxa und Circaea[92]) ist das gleiche Verhalten nachgewiesen, und es unterliegt keinem Zweifel, daß die

---

91) Elfving 1880 Arb. Würzburg **2** 489.
92) Goebel 1880 Bot. Ztg. **38** 790.

Mehrzahl[93]) der im Boden horizontal wachsenden Sprosse sich ganz ebenso verhält (z. B. Paris, Anemone nemorosa etc.). Manche von ihnen sind nun die Hauptachsen der betreffenden Pflanze (z. B. Paris, Adoxa), andere gehen wenigstens späterhin aus Seitensprossen hervor; Seitenglieder der Pflanze zeigen aber sehr allgemein diese besondere Art von Geotropismus, den wir Plagiogeotropismus oder Diageotropismus nennen können.

Sehr deutlich tritt er z. B. an den Seitenwurzeln erster Ordnung hervor, die mit der streng orthotropen, positiv geotropischen Hauptwurzel stets einen Winkel bilden. Freilich handelt es sich hier gewöhnlich nicht um einen rechten Winkel, sondern um einen spitzen, und dieser hat auch keine ganz konstante Größe. Daß er aber durch die Richtung der Schwerkraft bestimmt wird, hat Sachs[94]) in einfacher Weise durch Umkehren der Pflanze um 180⁰ gezeigt; schon nach kurzer Zeit sah er dann den Zuwachs in ungefähr dem gleichen Winkel zur Schwerkraftrichtung, aber in einem ganz anderen Winkel zur Hauptwurzelrichtung schräg abwärts gehen, und nach abermaliger Umkehrung trat wieder die ursprüngliche Wachstumsrichtung ein. Die Fig. 102 illustriert den Sachsschen Versuch; die dunkel gehaltenen Teile der Seitenwurzeln sind in der inversen Lage gebildet. — Auch die Seitenwurzeln gelten für streng radiär[95]), man kann sie also, wenn sie die richtige Lage zur Schwerkraftrichtung einnehmen, beliebig um ihre Längsachse drehen, ohne sie zu einer Reaktion zu veranlassen. Dagegen führt jede Abweichung nach oben oder nach unten aus dem spezifischen „Grenzwinkel" eine Krümmung herbei, deren Folge eben die Rückkehr in diesen ist. Wie Czapek[96]) nachweisen konnte, findet auch dann, wenn die Seitenwurzel senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist, keine Reaktion statt. Wird sie aber ein wenig aus diesen Ruhelagen verschoben, so kehrt sie nicht in die Vertikallage zurück, sondern es tritt je nach Umständen eine Aufwärts- oder Abwärtskrümmung ein, die mit Erreichung des Grenzwinkels endet. Nur die Grenzwinkelstellung ist also eine stabile Ruhelage, die beiden anderen Stellungen müssen dagegen als labile bezeichnet werden. In Beziehung auf die labilen Ruhelagen dürften die Rhizome mit den Seitenwurzeln

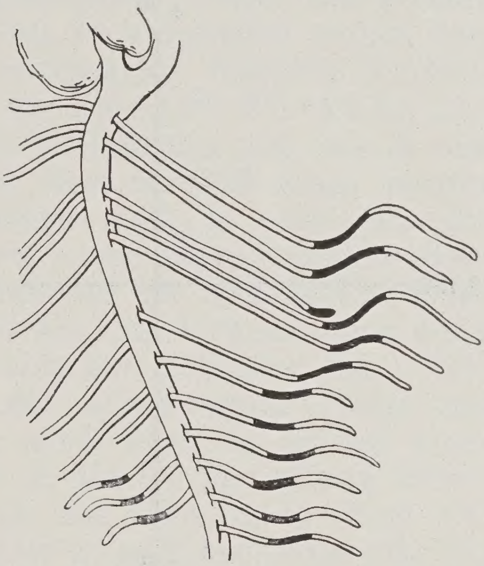


Fig. 102. Vicia Faba. Hauptwurzel mit Seitenwurzeln in Erde hinter Glas gewachsen; zunächst in normaler, dann in umgekehrter, zuletzt wieder in normaler Stellung. Der Zuwachs in der verkehrten Lage schwarz gehalten. Nach Sachs[94]).

93) Nicht alle Rhizome sind indes geotropisch. Nach Heinricher (1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 703) ist der Sproß von Tozzia, solange er unterirdisch lebt, gänzlich ageotropisch, erst der Laubsproß wird positiv geotropisch und orthotrop; wie aber das Tozziarhizom im Boden festgehalten wird, scheint nicht untersucht zu sein.

94) Sachs 1874 Arb. Würzburg **1** 584.

95) Vgl. die Bemerkung S. 286.

96) Czapek 1895 Sitzungsber. Wien **104** 1197.

übereinstimmen, sie unterscheiden sich aber von ihnen durch die stabile Ruhelage; denn diese ist bei den Wurzeln schräg nach unten gerichtet, bei den Rhizomen horizontal.

Die älteren Physiologen haben wohl stets die plagiotrope Stellung eines Organs als eine Resultante aus positivem bzw. negativem Geotropismus einerseits und einer anderen Kraft andererseits aufgefaßt. Als solche Innenkraft hat z. B. DUTROCHET[97]) die „Eigenrichtung" der Seitenwurzeln betrachtet, die bestrebt sein soll, diese senkrecht zum Mutterorgan zu stellen. FRANK[98]) war wohl der erste, der einen Plagiotropismus als selbständige Reaktionsweise, die sich durch die Ruhelage vom Orthotropismus unterscheidet, annahm. NOLL[99]) hat durch die besondere Struktur eines hypothetischen Empfangsapparates diese Reaktionsweise leichter verständlich machen wollen. In neuerer Zeit sind wieder mehrere Tatsachen bekannt geworden, die zeigen, daß die Seitenwurzeln geotropisch doch viel mehr mit den Hauptwurzeln übereinstimmen als man dachte, daß demnach ihr anderes Verhalten nicht aus ihrem Geotropismus allein zu verstehen ist. Vor allem sind da die Versuche LUNDEGÅRDHS[100]) zu nennen. Um diese und andere Versuche an Seitenorganen besser verständlich machen zu können, führen wir die seit KNIEP[101]) üblich gewordene Bezeichnungsweise der Lage eines solchen Organs hier ein (Fig. 103). Als Stellung 0 bezeichnen wir die Horizontallage. Von dieser aus nach oben zu werden die Winkel mit positiven, nach unten zu mit negativen Vorzeichen versehen. Eine Seitenwurzel kann also in Vertikallage $+90^0$ oder -90^0 sein; im ersten Fall kehrt sie die Spitze nach oben, im letzten nach unten. Es war nun schon lange bekannt, daß die Aufwärtskrümmung, die eine Seitenwurzel etwa aus -80^0 in ihre Ruhelage (-45^0) führt, sehr viel langsamer erfolgt als eine Abwärtskrümmung aus etwa 0^0 in die Ruhelage.

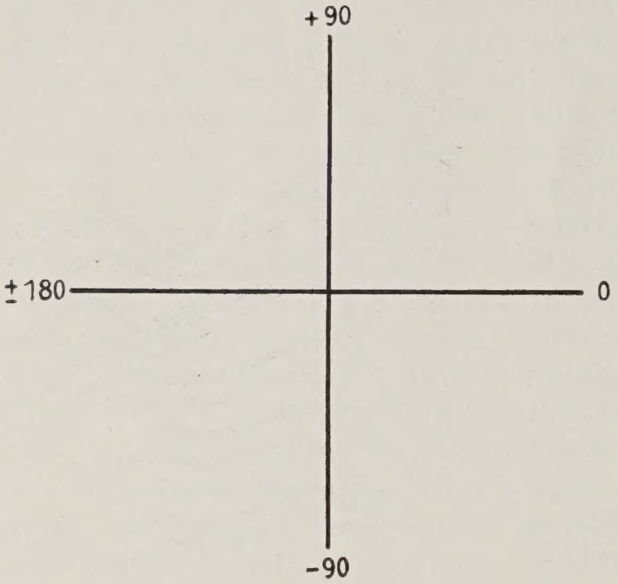


Fig. 103.

An diese Erfahrung knüpft LUNDEGÅRDH an und er führt nun die neueren Methoden der Untersuchung des Geotropismus bei den Seitenwurzeln ein: Bestimmung von Präsentations- und Reaktionszeiten und vor allem intermittierende Reizung. Die Präsentationszeit ist nach ihm für die Hauptwurzel der benützten Pflanze 5′, für die Seitenwurzeln 12′; die Reaktionszeit für erstere 56′, für

97) DUTROCHET 1824 Recherches sur la structure intime. Paris.

98) FRANK 1870 Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig.

99) NOLL 1892 Heterogene Induktion. Leipzig.

100) LUNDEGÅRDH 1917 Lunds Univers. Årsskrift N. F. Avd. 2. 13 No. 6 und 15 No. 1.

101) KNIEP 1910 Jahrb. wiss. Bot. 48 1.

letztere 35′. Trotz erheblich geringerer Empfindlichkeit reagieren also die Seitenwurzeln doch viel rascher; das wird vor allem mit ihrer viel geringeren Dicke zusammenhängen. Mit dieser an sich interessanten Tatsache kann aber ihre Plagiotropie nicht aufgeklärt werden. Sehr viel wichtiger ist die Feststellung der Reizgröße in verschiedenen Winkellagen durch die Kompensationsmethode mit Hilfe intermittierender Reize. Das erste mit ihr erhaltene Resultat war das, daß die Horizontallage die optimale Reizlage der Seitenwurzel ist; zweitens wurde festgestellt, daß gleiche Abweichungen von der Horizontalen nach der +- und —-Seite bei gleicher Dauer gleichgroße Reize auslösen, während ungleiche Winkel im Sinne ihres Sinus wirken. Es gilt also auch für den Geotropismus der Seitenwurzel das Sinusgesetz, die Seitenwurzel hat, mit dieser Methode untersucht, ganz genau den gleichen Geotropismus wie die Hauptwurzel, sie ist positiv geotropisch. Ueber den Grund, weshalb sie dennoch bei Dauerreizung sich so wesentlich anders verhält als die Hauptwurzel, hat sich LUNDEGÅRDH folgende Vorstellungen gemacht: Er nimmt an, daß die hemmende Wirkung der Längskraft bei diesen Objekten sehr viel größer sei, als in den Hauptwurzeln, und daß diese demnach den Einfluß eines positiv geotropischen Reizes um so mehr hemmen muß, je mehr sich die Wurzel der Ruhelage nähert. Letztere wäre also eine Gleichgewichtslage zwischen dem positiven Geotropismus und der Längskraft. Doch diese Annahme kann offenbar nur ausreichen, die Krümmungen einer Wurzel zwischen —45° und +90° zu erklären. Daß aber von —90° bis —45° eine Aufwärtskrümmung der Seitenwurzel erfolgt und daß dieselbe Seite, die hierbei konvex wird, auch im dritten Quadranten zwischen —90° und —145° (d. h. bis zur inversen Ruhelage eine Konvexkrümmung machen muß, das wird durch diese Annahme noch nicht erklärt, und darum bedarf es auch noch einer zweiten Annahme. Die Seitenwurzel soll nicht nur positiv geotropisch reagieren, sondern außerdem auch negativ. Diese negative Krümmung aber soll nur dann zum Vorschein kommen, wenn die positive (durch die Längskraft) gehemmt ist, und sie soll eine Präsentations- und Reaktionszeit haben, die außerordentlich viel größer sind als die entsprechenden Werte für die positive Reizung.

Diese Vorstellungen haben in der neueren Literatur noch wenig Würdigung gefunden[102]), und auch wir müssen uns versagen, sie ausführlich zu diskutieren. Gesagt sei nur, daß wir ihnen nicht den gleichen Beifall zollen können wie den experimentellen Befunden LUNDEGÅRDHS. Was die negative Reaktion anlangt, so sind die so gedeuteten Krümmungen natürlich vorhanden; sie sind bisher als Hyponastie bezeichnet worden, und es wird auf sie zurückzukommen sein. Von der Längskraft aber haben wir gesehen (S. 270), daß sie selbst bei den Hauptwurzeln, wenigstens solange ihre Größe unter 1 *g* bleibt, eine problematische Sache ist; ihr Einfluß müßte also bei den Nebenwurzeln genau gemessen werden, ehe man so weitgehende Schlußfolgerungen zieht. Wenn auch, wie mir scheint, mit Hilfe der Annahmen LUNDEGÅRDHS das Verhalten der Seiten-

102) Bei SIERP findet sich eine Besprechung in einer Form, die jedenfalls keine Ablehnung bedeutet (1919 Zeitschr. f. Bot. 11 533). — Erst nach Niederschrift dieses Kapitels ist eine Arbeit von RAWITSCHER erschienen, von der S. 287 noch die Rede sein wird.

wurzeln in jedem Quadranten vorausgesagt werden kann, so sind sie doch schon deshalb wenig befriedigend, weil ja ganz und gar unverständlich ist, weshalb nun eigentlich in den Seitenwurzeln die Längskraft andere Eigenschaften annimmt als in der Hauptwurzel, und warum hier eine negativ geotropische Reaktion hinzukommt, die sich in der Hauptwurzel nicht nachweisen läßt.

Die geschilderten Anschauungen hat LUNDEGÅRDH [103]) auch auf plagiotrope Sprosse übertragen. Soweit diese Seitenzweige sind, wird noch von ihnen die Rede sein; aber auch die eingangs erwähnten Rhizome sucht er in der gleichen Weise zu deuten. Dabei geht er so weit, daß er sogar in der Horizontallage eines solchen Rhizoms von einer hemmenden Längskraft spricht [103]) (S. 82), obgleich diese doch in dieser Lage gleich Null sein muß. Experimentelle Studien mit der Kompensationsmethode wären natürlich bei diesen Objekten von größtem Interesse.

So stehen wir also auch heute noch den Erscheinungen des Plagiogeotropismus radiärer Organe völlig verständnislos gegenüber.

Dorsiventrale Organe. Die bisher besprochenen Organe waren in bezug auf ihre anatomische Struktur und auf die Verzweigung durchaus radiäre Gebilde, trotzdem nehmen sie aber nur zum Teil diejenige Lage im Raum ein, die man zunächst als die Normallage der radiären Gebilde betrachten wird: die aufrechte; ein großer Teil verhält sich plagiotrop, nimmt also schiefe oder horizontale Lage ein. Plagiotropie wird man aber von vornherein bei allen Organen mit dorsiventralem Bau erwarten dürfen, und tatsächlich trifft diese Annahme in weitaus den meisten Fällen zu, und nur ganz wenige dorsiventrale Pflanzenteile, z. B. der Sproß von Vicia Faba, verhalten sich orthotrop. Die Dorsiventralität wird, wie früher besprochen, sehr häufig durch äußere Faktoren, seltener (an Seitenorganen) durch Beziehungen zur Hauptachse bedingt. Unter den äußeren Einflüssen spielt vor allen Dingen das Licht eine Hauptrolle; die Schwerkraft kann sich mit ihm kombinieren. Wenn nun schon bei der Entstehung der Dorsiventralität mehrere Ursachen zusammenwirken, so ist es von vornherein wahrscheinlich, daß auch die Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe meistens durch mehrere Faktoren bedingt sind, deren Zergliederung oft schwierig sein dürfte. Wenn es ausgesprochen dorsiventrale Sprosse bei den unterirdischen Rhizomen geben sollte, so müßten diese besonders günstige Objekte für das Studium der Orientierungsbewegungen dorsiventraler Organe abgeben. Da solche einstweilen nicht bekannt sind, so müssen wir uns an oberirdische Organe halten, bei denen vielfach schon durch einfache Lichtentziehung so weitgehende Störungen eintreten, daß man nicht mehr mit ihnen experimentieren kann. Immerhin sind einige Objekte bekannt, bei denen der Lichtausschluß gelingt, so z. B. die Blätter von Lophospermum scandens. Durch die Untersuchungen KNIEPS [101]) gehören diese zu den bezüglich ihres Geotropismus beststudierten dorsiventralen Organe.

Bei diffusem Licht und auch im Dunkeln stellen sich diese Blätter so ein, daß die Blattflächen horizontal stehen, selbstverständlich mit der Oberseite nach oben gerichtet. Jede Abweichung aus dieser Ruhelage wird durch eine Krümmung oder eine Torsion

103) LUNDEGÅRDH 1918 Lunds Univ. Arsskrift N. F. Avd. 2, 14 No. 27.

im Blattstiel wieder korrigiert, und diese Krümmungen erfolgen unter Beschleunigung des Wachstums. Den Sinn der Krümmung bezeichnen wir nach dem Verhalten der Oberseite. Konvexkrümmung macht also die Oberseite des Stiels konvex, Konkavkrümmung die Oberseite konkav. Wir untersuchen nun die Reaktionen, die bei den verschiedensten Abweichungen von der Ruhelage eintreten. Um diese Stellungen kurz bezeichnen zu können, benutzen wir wieder die Bezeichnungen der Fig. 148. Jede Stellungsänderung des Blattes nach oben hin nennen wir positiv; zeigt das Blatt mit der Spitze senkrecht nach oben, so befindet es sich in Lage $+90$; verlagern wir es weiter, bis es wieder horizontal, aber invers, steht, also mit der Oberseite nach unten schaut, so nennen wir die Lage $+180$. Entsprechende Bezeichnungen gelten dann für das negative Vorzeichen, wenn das Blatt in der Richtung nach abwärts aus der Ruhelage gebracht wird. [Es ist klar, daß z. B. -90^0 und $+270^0$ die gleiche Lage bezeichnen!] Senkt man nun das Blatt mit der Spitze abwärts, so macht es eine Konkavkrümmung nicht nur in den Lagen -0^0 bis -90^0, sondern auch noch nach Ueberschreitung dieser Vertikalstellung bis etwa zur Lage -115^0. Hebt man das Blatt, so tritt umgekehrt Konvexkrümmung ein, und zwar in allen Lagen von 0 über $+90^0$, $+180^0$ bis $+245^0$. Die Lage -115^0 oder, was dasselbe heißt, $+245^0$ ist labile Ruhelage. Alle bisher besprochenen Stellungsänderungen betrafen den Winkel, den der Mittelnerv des Blattes mit dem Lot bildet; eine senkrecht zum Nerven in die Blattlamina fallende Querachse des Blattes blieb dabei stets horizontal gerichtet. Wird das Blatt aber so orientiert, daß diese Achse aus der Horizontallage herausgelangt, so wird sie durch Torsionen im Stiel wieder erreicht. Am deutlichsten müssen solche auftreten, wenn wir die Blattlamina in eine senkrechte Ebene überführen, d. h. so orientieren, daß eine Kante des Blattes nach oben, die andere nach unten schaut (Flankenstellung).

Mit diesen Ergebnissen ist nun aber noch gar nichts darüber ausgesagt, durch welche physiologischen Eigenschaften des Blattes diese Reaktionen bedingt sind. Kniep konnte nachweisen, daß neben der geotropischen Konvexkrümmung und der geotropischen Konkavkrümmung noch eine andere Eigenschaft des Blattes eine Rolle spielt, die man als Epinastie bezeichnet. Wir wissen schon, daß man als „nastisch" solche Krümmungen bezeichnet, deren Richtung durch die Symmetrieverhältnisse der Pflanze und nicht durch äußere Kräfte bedingt ist; solche nastische Bewegungen sind auf dorsiventrale Organe beschränkt. Unter Epinastie also wäre ein verstärktes Wachstum der Oberseite des Blattstiels zu verstehen, und wenn das Blatt epinastisch ist, so muß es auch ohne jede Einwirkung der Schwerkraft eine Konvexkrümmung ausführen. Der Nachweis einer solchen Epinastie ist aber deshalb sehr erschwert, weil auf den gewöhnlichen Klinostaten nur die Reizreaktionen orthotroper Pflanzenteile aufgehoben werden können, während dorsiventrale Organe stets zu Krümmungen veranlaßt werden. Deshalb brachte Kniep die Blätter von Lophospermum in Flankenstellung; ein intermittierender Klinostat sorgte dafür, daß abwechselnd die rechte und die linke Flanke nach abwärts schaute. Erfolgen beide Reize — deren jeder für sich zu einer Torsion des Stiels führen muß — gleich lange, so werden die Torsions-

bestrebungen aufgehoben, und die Blattstiele zeigen jetzt ohne jede geotropische Reaktion eine rein epinastische Konvexkrümmung. Was nun im einzelnen bei einer bestimmten Lage des Blattes durch Epinastie, was durch Geotropismus geleistet wird, das läßt sich zurzeit noch nicht sagen.

Aehnlich wie die Blätter reagieren eine ganze Anzahl von Seitenzweigen, auch solche, die äußerlich radiär erscheinen. Sehr eingehend ist von LUNDEGÅRDH[103]) das Verhalten der Seitenzweige von Coleus studiert worden, die man bisher wohl für radiär gehalten hat. LUNDEGÅRDH zeigt, daß sie mit dem Verhalten der Seitenwurzeln große Aehnlichkeit haben. Sie haben also die optimale Reizlage bei 0^{0}, und es gilt auch bei ihnen das Sinusgesetz. Auch kann man sie durch mehrtägige Drehung auf dem Klinostaten in einen Zustand setzen, daß die negativ geotropischen Krümmungen bis zum Einrücken in die Lotlinie durchgeführt werden, während sie vorher etwa bei $+45^{0}$ ihre Ruhelage fanden. Auch hier soll wieder die Längskraft tätig sein, die angeblich in basiskoper Richtung hemmend, in akroskoper Richtung fördernd wirkt[104]), und es wird ferner auch hier eine der negativ geotropischen Krümmung entgegenwirkende positiv geotropische Reaktion angenommen, die größere Präsentations- (1—2 Tage) und Reaktionszeit besitzt als jene und die von der Längskraft unabhängig ist. Diese positiv geotropische Krümmung ist nun nichts anderes als die Epinastie in den Versuchen KNIEPS. LUNDEGÅRDH kann aber zeigen, daß diese Epinastie unter dem Einfluß der Schwerkraft zustande kommt und daß sie umgekehrt bei langer Rotation auf dem Klinostaten ausklingt. Die Dorsalkrümmung KNIEPS, d. h. eben die epinastische Krümmung, tritt nach LUNDEGÅRDH auf dem Klinostaten als Nachwirkung des positiven Geotropismus auf. Man kann auch in einer Flanke oder in der Unterseite eines Sprosses durch entsprechende Orientierung ein solches Verlängerungsbestreben herbeiführen[105]). Ob man es Epinastie nennt oder als positiven Geotropismus deutet, ist schließlich gleich. Uns sagt die Auffassung, daß solche Zweige unter dem Einfluß der Schwerkraft dorsiventral werden, am meisten zu, wobei zu betonen ist, daß diese Dorsiventralität im Gegensatz zu der der Blätter eine durchaus labile ist und einem Außenfaktor ihren Ursprung verdankt. Wenn demnach solche Zweige wie die von Coleus dorsiventral sind, dann kann man auch die Seitenwurzeln schwerlich mehr für radiär halten (vgl. S. 281).

Zweifellos wird bei vielen Seitenzweigen, sowohl vegetativen wie auch bei blütentragenden, die Dorsiventralität durch innere Ursachen induziert und sie ist dann auch dauernd fixiert. Als Beispiel betrachten wir die horizontalen Zweige der Fichte. Die Dorsiventralität dieser Objekte prägt sich äußerlich in der verschiedenen Größe der Nadeln auf Ober- und Unterseite sowie in der „Scheitelung“ derselben aus. Wurden nun solche Zweige während des Austreibens der Knospen oder wenigstens zu einer Zeit, wo noch Wachstum der

---

104) Diese Annahme stimmt sehr schlecht mit den Ausführungen KONINGSBERGERS (S. 270). Man sieht, wie unsicher alles ist, was auf diese Längskraft baut.

105) Man sollte denken, daß geotropische Reizung der Flanken zunächst, ehe die Dorsiventralität induziert ist, die orthotropische Natur dieser Zweige (wie auch der Wurzeln) sehr deutlich zeigen müßte, wenn LUNDEGÅRDHS Auffassung zu Recht besteht.

Triebe stattfand, nach oben oder nach unten gebogen, so traten in den Versuchen von FRANK[106]) — am Licht wie im Dunkeln — die gleichen Krümmungen ein, wie wir sie am Laubblatt kennen gelernt haben. Nach LUNDEGÅRDH[103]) (S. 67) ist aber der Wendepunkt für die Krümmung nicht etwa bei -90^0, sondern etwa bei -30^0, d. h. in allen Lagen vom Gleichgewichtswinkel in positiver Richtung durch die Quadranten hindurch bis $+330^0$ ($= -30^0$) erfolgen Konvexkrümmungen, und nur in dem engen Raum vom Gleichgewichtswinkel abwärts bis -30^0 treten Konkavkrümmungen ein.

Im übrigen ist nach LUNDEGÅRDH im jungen Trieb der negative Geotropismus so überwiegend, daß dieser fast orthotrop steht; erst allmählich kommt der positive Geotropismus (Epinastie) zur Geltung und führt den Zweig in seine definitive Ruhelage. (Noch deutlicher ist die Orthotropie der jugendlichen Seitentriebe bei der Kiefer.) Die Längskraft soll bei den Bäumen nach LUNDEGÅRDH von geringerer Bedeutung sein, dafür soll der Autotropismus, auf dessen Wichtigkeit bei den plagiotropen Zweigen besonders BARANETZKI[108]) zuerst aufmerksam machte, eine um so größere Rolle spielen. Die vorliegenden Daten scheinen uns indessen noch nicht präzise genug, um ein weiteres Verweilen bei dieser Frage zu rechtfertigen.

Neben Autotropismus und Epinastie wäre endlich noch die rein mechanische Einwirkung der Zweiglast zu nennen, die auf eine Beugung der Seitensprosse hinwirken muß. Diesem mechanischen Beugungsbestreben begegnen dann freilich vielfach aktive Reaktionen der Pflanze, die wieder eine Hebung des Sprosses zur Folge haben. Sehr deutlich aber tritt die Lastkrümmung bei manchen Trauerbäumen zutage, z. B. bei Fagus, Salix babylonica[107]).

In neuester Zeit sind von RAWITSCHER[107a]) die Laubsprosse von T r a d e s c a n t i a genauer studiert worden. Sie sind ausgesprochen dorsiventral, nehmen aber nicht wie die Laubblätter eine Horizontallage ein, sondern finden schon in einem Winkel von $10—20^0$ mit der Vertikalen ihre Ruhelage (Tradescantia viridis 20^0). Ist also $+70^0$ (vgl. Fig. 103) die stabile Ruhelage, so findet sich die l a b i l e Ruhelage hier bei -70^0; die beiden Lagen sind also völlig symmetrisch zur Horizontalen. Wie KNIEP bei den Blättern, kann RAWITSCHRR bei diesen Sprossen zeigen, daß jede Lagenveränderung durch Geotropismus und Epinastie zustande kommt. Es gelingt ihm aber, diese Kräfte mehr quantitativ zu fassen. Zunächst zeigt sich, daß sie sich geotropisch wie orthotrope Organe verhalten: die Horizontale ist also optimale Reizlage, und es gilt das Sinusgesetz. Da in der stabilen Ruhelage die Schwerkraft noch einen Impuls nach oben $= g \,.\sin 20^0$ liefert, dieser Impuls aber durch die Epinastie gerade kompensiert ist, so ist auch die Größe der Epinastie $= g \,.\, \sin 20^0$. Ihre Größe bleibt naturgemäß in allen Lagen ungeändert, doch kann sie durch Verdunklung bis zum Verschwinden geschwächt werden; im Dunkeln werden alle diese Sprosse orthotrop.

RAWITSCHER hat auch eine eingehende Kritik an den Deutungen von LUNDEGÅRDH geübt; sie deckt sich in ihren Resultaten mit dem, was oben gesagt wurde. Bemerkenswert aber ist es, daß bei Trade-

106) FRANK s. 98, man gl. auch BARANETZKI 108.
107) VOECHTING 1884 Organbildung im Pflanzenreich 2. Bonn.
107a) RAWITSCHER 1923 Zeitschr. f. Bot. 15 65.

scantia ein eindeutiger Beweis gegen diese Deutung vorliegt. Hier tritt nämlich die Epinastie auch an Sprossen auf, die sich am Klinostaten entwickelt haben; sie kann also nicht als späte Nachwirkung einer geotropischen Krümmung betrachtet werden.

Torsionen. Bei einer Stellung der Zweige (Fichte) in 180^0 — Oberseite nach unten — hat Frank nicht die Konvexkrümmung beobachtet, die wir bei Blättern notierten, sondern er sah Torsionen eintreten, die dann ebenfalls zu einer Rückkehr in die Normallage führten. Werden ferner dorsiventrale Zweige gedreht, wird also eine bisherige Seitenkante nach unten gewendet, so kann die Normalstellung zur Schwerkraft durch Krümmungen in einer Ebene überhaupt nie wiedergewonnen werden, hier müssen stets wie bei den Blättern Torsionen eintreten, und solche beobachtete denn auch Frank z. B. an den Seitenzweigen zweiter Ordnung nach vertikaler Aufrichtung des Seitenzweiges erster Ordnung; es nahmen ja dann die Seitenzweige zweiter Ordnung eine Richtung schräg nach oben ein, und ihre bisher nach außen gewendete Flanke schaute nach der Erde hin. — Baranetzki[108]) ist vielfach zu anderen Resultaten gekommen wie Frank. Die ganze Frage verdient gründliche Untersuchung.

Auch anderwärts kommen Torsionen vor, die von der Schwerkraft veranlaßt werden; so bei manchen plagiotropen Sprossen, wie z. B. bei Philadelphus, Forsythia. Die Blätter stehen hier in der Knospe dekussiert; am erwachsenen Sproß dagegen sind die Paare nicht mehr gekreuzt, sondern sämtliche Blätter stehen in zwei Längszeilen an den Flanken des Zweiges. Diese Veränderung kommt durch Torsion in den Internodien zustande, auf die wir bei Besprechung des Phototropismus zurückkommen[109]).

Blüten. Neben den Laubzweigen kommen auch Blüten hier in Betracht, die bei vielen Pflanzen einen dorsiventralen (sog. „zygomorphen") Bau aufweisen. Eine dorsiventrale Blüte, die sich in erster Linie durch die Schwerkraft, und nicht, wie viele andere, durch das Licht im Raum orientiert, liefert nach Noll[110]) z. B. Aconitum Napellus. Wird eine Blütentraube dieser Pflanze so gebogen, daß der mit Knospen besetzte Endteil der Achse vertikal nach unten kommt, und wird sie in dieser Lage in geeigneter Weise befestigt, so sieht man nach kurzer Zeit die Blütenstiele eine Krümmung ausführen, wie sie in Fig. 104 dargestellt ist; die Krümmung kommt dann zum Stillstand, wenn der obere Teil des Blütenstieles wieder, wie bei aufrechter Stellung der Traubenachse, einen Winkel von etwa 30—50^0 mit der Schwerkraftrichtung bildet, d. h. also, wenn der „Helm" der Blüte nach oben gewendet ist. Wenn es nun für die Blüte nur auf die Lage zur Schwerkraft ankäme, dann müßte diese Stellung (Fig. 104 *II*) eine Ruhelage sein. Tatsächlich kommt aber für die Blüte auch die Stellung zur Achse in Betracht; nur wenn sie die Oeffnung nach außen kehrt, hat sie Aussicht, von Insekten besucht zu werden und somit normal zu funktionieren. Und so sehen wir denn, daß nach der medianen Einkrümmung noch eine komplizierte Bewegung ausgeführt wird, deren Endresultat eine

108) Baranetzki 1901 Flora **89** 138.

109) Schwendener u. Krabbe 1892 Abhandlungen Berl. Akad. Sierp 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 343.

110) Noll 1887 Arb. Würzburg **3** 315.

Drehung des Blütenstieles und eine Auswärtswendung der Blüte selbst ist (Fig. 104 *III*). Wir müssen es dahingestellt sein lassen, ob immer, wie nach NOLLS Darstellung zu erwarten, eine rein geotropische Bewegung sich mit einer aus inneren Ursachen stattfindenden, also endonomen Bewegung (NOLLS Exotropie) kombiniert, oder ob auch ohne mediane Einkrümmung [SCHWENDENER[108])] sofort eine Torsion des Blütenstiels eintreten kann. So viel steht fest, daß bei den Orientierungsbewegungen derartiger Blüten ein korrelativer Einfluß der Achse mitspielt; ganz besonders schlagend tritt derselbe bei den Blüten der Orchideen hervor. Diese werden bekanntlich in der Knospe in „verkehrter" Lage angelegt — das Labellum schaut nach der Achse zu — und bekommen bei der Entfaltung die richtige Lage durch eine Torsion des Fruchtknotens; man kann aber diese Torsion verhindern und demnach die Blüte in

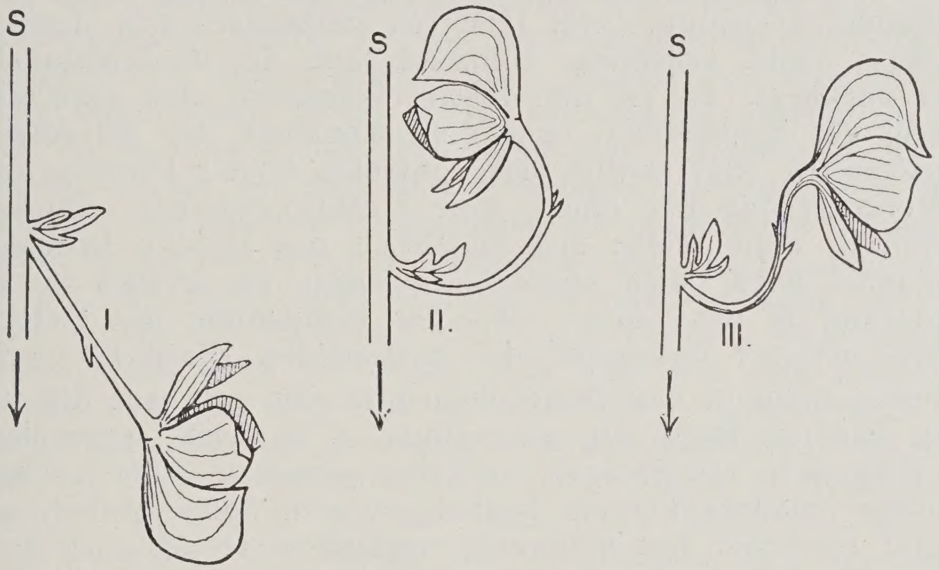


Fig. 104. Blüte von Aconitum Napellus in inverser Lage. Drei Stadien der Orientierungsbewegung. Aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen".

verkehrter Orientierung aufblühen lassen, wenn man die Pflanze auf dem Klinostaten rotieren läßt, oder wenn man die Infloreszenz in senkrecht abwärts geneigter Lage fixiert. Es ist demnach die Torsion durch die Schwerkraft bedingt. Wird aber oberhalb einer noch nicht tordierten Blüte die Achse abgeschnitten, so erreicht jetzt die Blüte ihre Normalstellung durch eine einfache Krümmung ohne alle Torsion und neigt sich über das Ende des Achsenstumpfes hinweg nach außen; sie macht also nur die erste, soeben bei Aconitum beschriebene und abgebildete Bewegung durch.

Gelenke. Alle bisher betrachteten geotropischen Bewegungen waren durch Wachstum vermittelt, und es ist betont worden, daß sie nur dann stattfinden, wenn das betreffende Organ noch im Wachstum begriffen ist oder von neuem zu solchem veranlaßt werden kann. Bei den Blättern vieler Pflanzen (z. B. der Leguminosen und Oxalideen) finden wir aber auch Krümmungen, die durch ungleichen Turgordruck in den antagonistischen Seiten zustande kommen und ohne Wachstum verlaufen.

Es sind nun aber nicht etwa die Blätter und Blattstiele in ihrer ganzen Ausdehnung zu einer Veränderung des Turgordrucks und einer damit zusammenhängenden Verlängerung oder Verkürzung der

antagonistischen Seiten befähigt, sondern diese Eigentümlichkeit ist auf bestimmte Organe, die auch äußerlich hervortreten, beschränkt. Da diese an der Basis des Blattstieles, eventuell auch (bei einfach oder mehrfach gefiederten Blättern) an der Basis jeder Fiederausstrahlung auftretenden Organe relativ kurze Verbindungsstücke zwischen unbeweglichen Teilen des Blattes vorstellen, so werden sie als Gelenke bezeichnet. Sie heben sich meistens schon durch ihre größere Dicke von der Nachbarschaft ab und heißen deshalb auch „Polster“. Ihr anatomischer Bau ist ein sehr charakteristischer und zeigt enge Beziehung zu ihrer Funktion. Wie die anatomische Untersuchung z. B. von Phaseolus multiflorus ergibt, rücken im Gelenk die Gefäßbündel zu einem axialen Strang zusammen, der ringsum von Parenchym eingeschlossen ist. Die Membranen dieses Parenchyms sind sehr dehnbar und elastisch, und sie sind tatsächlich durch den Turgordruck ganz bedeutend gegen das kaum dehnbare Gefäßbündel gespannt; beim Isolieren verlängert sich demnach das Parenchym recht erheblich, während sich das Gefäßbündel kaum meßbar verkürzt. Es ist nun leicht einzusehen, daß eine einseitige Zunahme der Schwellung, oder eine Abnahme der Turgeszenz auf der Gegenseite, oder endlich das Eintreten beider Prozesse zugleich, eine Verlängerung der einen, eine Verkürzung der anderen Seite herbeiführen muß, wobei sich natürlich das Gelenk krümmt. Das Gefäßbündel wird dabei ebenfalls gebogen, es erfährt indes keine Veränderung in der Länge. Mit der Krümmung des Gelenkes ist aber eine passive Bewegung des ansitzenden Blatteiles verbunden.

Bewegungen in den Blattpolstern werden nun auf die verschiedensten äußeren Reize hin ausgeführt, u. a. auch, wenn das Blatt durch Umkehren des Stengels verkehrt orientiert ist[111]). Um in die Normallage zurückzukehren, bedient es sich dann freilich meistens nicht nur einfacher Krümmungen, sondern es treten auch Torsionen auf, die hier noch weniger als anderwärts erforscht sind. Wie Pfeffer[112]) durch mikroskopische Messungen nachweisen konnte, tritt bei den Krümmungen des Gelenkes keine dauernde Verlängerung der Konvexseite ein, und nach Umkehrung des Stengels erlangt das Blatt bald wieder seine frühere Stellung. Schon daraus, daß kein Wachstum nachzuweisen ist, kann man schließen, daß die Krümmung hier durch Zunahme des Turgordruckes auf der Konvexseite und entsprechende Abnahme desselben auf der Konkavseite zustande kommt, und die plasmolytische Untersuchung hat das einigermaßen bestätigt. So fand z. B. Hilburg[113]) am Gelenk von Phaseolus nach einer geotropischen Reizung Plasmolyse auf der morphologischen Oberseite erst durch 4-proz. Salpeterlösung eintreten, während sie vor der Reizung durch 3-proz. erzielt worden war; umgekehrt sank der Salpeterwert der Zellen der Unterseite von $3^1/_2$ auf ca. 3 Proz. Bei längerer Dauer der Reizung tritt dann freilich auf der Konvexseite schließlich Wachstum ein, und jetzt erreicht nach Normalstellung des Stengels das Blatt seine ursprüngliche Lage nicht mehr. — Wenn auch diese durch Turgordruck bewirkte geotropische Krümmung auf die Gelenke einiger Blätter beschränkt bleibt, so ist sie

111) Sachs 1865 Handb. d. Experimentalphysiologie. Leipzig.
112) Pfeffer 1875 Periodische Bewegungen. Leipzig.
113) Hilburg 1881 Unters. Tübingen 1 23.

doch theoretisch von großem Interesse, denn sie macht es wahrscheinlich, daß das Reagieren auf den Schwerereiz eine viel weiter verbreitete Eigenschaft der Pflanze ist, als man nach dem Auftreten geotropischer Krümmungen vermuten kann; es ist kaum zu bezweifeln, daß die Reaktion in vielen Fällen zu keinem sichtbaren Erfolg führt, weil den betreffenden Pflanzenteilen die Bewegungsfähigkeit abgeht. Die Blattgelenke sind demnach Organe, die ihre Bewegungsfähigkeit lange über den Zeitpunkt hinaus bewahren, in dem ihr Wachstum sistiert wird.

Aenderung der geotropischen Reaktionsweise („Umstimmung"). Die bisherige Darstellung muß den Eindruck erwecken, als ob die Reaktionsweise eines Organes ein- für allemal gegeben sei, daß also eine unveränderliche positive oder negative Reaktion bei den Orthotropen vorliege und daß von den orthotropen Organen keine Brücke zu den plagiotropen führe. Beides trifft nicht zu.

Außerordentlich häufig ist der Uebergang von orthotroper zu plagiotroper Reaktionsweise oder umgekehrt. Man kann ihn schon ohne Experiment, durch bloße Beobachtung feststellen. Verfolgen wir z. B. einmal die Entstehung der horizontalen Rhizome etwas näher; Adoxa sei speziell als Beispiel gewählt! Die Keimpflanze besitzt oberhalb der Kotyledonen ein orthotropes Stämmchen, das zunächst durch negativen Geotropismus ans Licht kommt, später aber sich zurückkrümmt und in die Erde hinein gelangt; es findet dabei eine völlige Veränderung der geotropischen Reaktionsweise des Sprosses statt, denn er verhält sich jetzt wie eine plagiotrope Nebenwurzel oder gar wie ein orthotropes, aber positiv geotropisches Organ. In einer gewissen Tiefe des Erdbodens angelangt, wird dann das Rhizom horizontal gerichtet, solange es Niederblätter produziert, es wird aber negativ geotropisch und tritt aus dem Boden hervor, wenn die Bildung der Laubblätter und der seitlich stehenden Blütensprosse beginnt. Später wächst die Spitze des Rhizoms von neuem im Bogen abwärts in die Erde, dann wieder horizontal und schließlich wieder aufwärts. Diese Schwankungen von positivem zu negativem Geotropismus mit Uebergängen durch plagiotrope Stellungen zeigen nun nahe Beziehungen zum Entwicklungszustand der Pflanze; sie sind aber, wie wir noch sehen werden, auch von äußeren Faktoren zum Teil mitbedingt. — Bei Paris dürfte die Hauptachse gleichfalls ursprünglich orthotrop sein, wenn sie aber einmal plagiotrop (horizontal) geworden ist, dann bleibt sie unter konstanten äußeren Verhältnissen unverändert. Bei der großen Mehrzahl der Rhizome geht aber der oberirdische, blühende Sproß nicht wie bei Adoxa oder bei Paris seitlich aus der Hauptachse hervor, sondern das Ende der Hauptachse selbst tritt über den Boden und wird orthotrop, während eine Seitenknospe horizontal auswächst und die Fortsetzung des Rhizoms übernimmt. So verhalten sich z. B. Heleocharis, Scirpus, Anemone nemorosa und viele andere. Bei allen wächst die Hauptachse in den ersten Jahren, ehe es zur Blütenbildung kommt, horizontal weiter, bei allen wird aber auch wohl diese Hauptachse beim Keimling ursprünglich orthotrop gewesen sein. Es findet also eine erste Umwandlung von Orthotropie zu Plagiotropie aus unbekannten Gründen statt, und die später jährlich oder mehrmals im Jahre (Heleocharis) sich wiederholende Umwandlung von Plagiotropie

zu Orthotropie steht in sichtlichem Zusammenhang mit der Veränderung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften des blühenden Sprosses.

Weniger auffallend sind die Unterschiede in der Reaktionsweise, die man an den Seitenwurzeln einer einzigen Hauptwurzel beobachten kann. Die Seitenwurzeln der Bohne (Phaseolus) z. B., die sich sämtlich in gleichmäßig durchfeuchteter Erde entwickelt haben, bilden von oben nach unten fortschreitend folgende Winkel mit der Hauptwurzel:

130° 80° 80° 90° 90° 65° 75° 75° 40°.

Sieht man von den individuellen Eigentümlichkeiten einzelner Wurzeln ab, so bemerkt man eine Abnahme des Grenzwinkels in dem Maße, als man sich der Spitze der Hauptwurzel nähert.

Aehnliche Veränderungen der Reaktionsweise, die mit dem Reifezustand des betreffenden Organs zusammenhängen, sind auch in der Blütenregion in Menge bekannt geworden. Von Blüten, die neuerdings mit den modernen Hilfsmitteln der Reizphysiologie eingehender studiert wurden[115]), sei Tropaeolum und Papaver genannt; nur der letztere soll besprochen werden. Der Stiel der Mohnknospe ist an seiner Basis aufrecht und negativ geotropisch, an der Spitze aber nach der Erde zu gewendet. Mit der Last der Knospe haben die Bewegungen weder hier noch in anderen Fällen[116]) etwas zu tun; vielmehr handelt es sich um echten positiven Geotropismus. In dem Maße nun, wie die Zone maximalen Wachstums nach oben fortschreitet, erfolgt die Veränderung der positiven in die negative Reaktionsweise. Die Knospe ist dazu freilich nötig, aber sie ist nicht etwa das Organ, das den Schwerereiz aufnimmt. Jede Verletzung und Störung der Knospe macht sich im Stiel geltend, sie hemmt das Wachstum und fördert die Reaktionsänderung; vielleicht darf man sich die Sache so vorstellen, daß unter solchen Schädigungen die Umänderung der Reaktionsweise mit gleicher Geschwindigkeit weiterschreitet, während das Wachstum rasch sistiert wird. Eine Verdunklung des Schaftes bewirkt ebenfalls Aufrichtung der Endknospe. Erneute Belichtung führt alsbald wieder zum Nicken der Knospe. In diesem Fall ist freilich das Ende des Stieles ageotropisch geworden, und die Aufrichtung erfolgt lediglich durch Autotropismus.

Neben dem Entwicklungszustand spielen in anderen Fällen vor allem Korrelationsverhältnisse eine Rolle bei den Veränderungen der Reaktionsweise.

Der Einfluß der Hauptachse auf die Seitenglieder tritt uns in sehr charakteristischer Weise entgegen, wenn wir die Spitze der Wurzel oder des Stammes entfernen. Es ist lange bekannt, daß z. B. bei den Fichten nach Entfernung der Sproßspitze die plagiotropen

---

114) Voechting 1882 Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn. Hansgirg 1893 Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Moebius 1918 Flora **111** 396.

115) Tropaeolum: Oehlkers 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 65. Papaver: Schulz 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 1. Fitting, ebenda **61** 1. Scrophulariaceae: Schmitt 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 625. Geraniaceae: Schwieke 1922 Auszug aus Diss. Hamburg.

116) Für Lastkrümmung: Wiesner 1902 Sitzungsber. Wien **111** 733. Portheim 1904 ebenda **114** 619. Gegen Lastkrümmung: Voechting (Anm. 114). Bannert 1912 Beitr. z. allg. Bot. **1** 1.

Seitenzweige des höchsten „Quirls" sich aufrichten, und daß besonders der stärkste unter ihnen völlig orthotrop wird und den Hauptsproß ersetzt. Einen entsprechenden Versuch hat SACHS aber auch an der Wurzel mit Erfolg ausgeführt. Wie bei anderen Korrelationen, so zeigt sich auch hier, daß die Veränderung in den Seitenorganen nicht nur nach einer Entfernung, sondern auch schon nach einer Funktionshemmung der Hauptachse eintritt. So findet z. B. ein Ersatz der Hauptwurzel durch eine Seitenwurzel statt, wenn man den Vegetationspunkt der ersteren eingipst[117]), und bei der Fichte genügt schon das Einknicken des Gipfelstückes — nicht aber eine Ringelung desselben — um Seitenzweige orthotrop zu machen[118]). Auch bei der Ruhelage, die von den Seitenwurzeln für gewöhnlich eingenommen wird, macht sich ein mitbestimmender Einfluß der Hauptachse geltend. Dieser zeigt sich am klarsten auf dem Klinostaten, wo die Seitenwurzeln einen bestimmten Winkel zu ihrer Hauptachse einnehmen, den man Eigenwinkel nennt. Bei den Wurzeln ist dieser Eigenwinkel im allgemeinen größer als der unter der Mitwirkung des positiven Geotropismus zustande kommende Grenzwinkel; die Seitenwurzeln stehen also auf dem Klinostaten mehr senkrecht von der Hauptwurzel ab.

Haben wir bisher innere Faktoren betrachtet, so erübrigt noch, auf die äußeren Einflüsse hinzuweisen, die in oft recht bedeutendem Maße die geotropische Reaktionsweise der Pflanze ändern. Wir nennen in erster Linie die Temperatur. Schon SACHS[119]) sah bei hoher Temperatur den Grenzwinkel der Seitenwurzeln verkleinert. Viel auffallendere Veränderungen fand VOECHTING und neuerdings auch LIDFORSS. Sie zeigten, daß unter dem Einfluß niederer Temperatur (wenige Grade über Null) sonst normal orthotrope Sprosse plagiotrop werden[120]). So verhalten sich in der freien Natur am Anfang des Winters die Sprosse von Senecio vulgaris, Sinapis arvensis[121]), Holosteum umbellatum[122]) und im Experiment die etiolierten Kartoffeltriebe[123]). Die niedere Temperatur wirkt hierbei von allen Seiten gleichmäßig auf die Sprosse ein, und es kann gar nicht daran gedacht werden, die plagiotrope Ruhelage als eine aus zwei Richtkräften resultierende aufzufassen; als Richtkraft kommt nur die Schwere in Betracht, die Temperatur beeinflußt aber die Reaktionsart der Pflanze. Ganz ebenso verhält sich die Sache aber auch bei dem zuerst von STAHL[124]) nachgewiesenen Einfluß des Lichtes auf plagiotrope Pflanzenteile. Eine gewisse Lichtintensität veranlaßt plagiotrope Organe zu positiv geotropischen Bewegungen: so dringen beleuchtete Rhizome von Adoxa und Circaea mehr oder minder senkrecht in den Boden ein, nicht weil sie negativ

117) BRUCK 1904 Zeitschr. f. allg. Physiologie 3.

118) GOEBEL 1908 Einl. in die exp. Morphol. Leipzig S. 71.

119) SACHS 1874 Arb. Bot. Inst. Würzburg **1** 584.

120) Nach den Erfahrungen HABERLANDTS (1903 Jahrb. wiss. Bot. **38** 447) soll tiefe Temperatur den Geotropismus ganz aufheben. Weitere Studien müssen zeigen, ob etwa auch bei den Versuchen VOECHTINGS und LIDFORS die Sprosse ageotropisch waren.

121) VOECHTING 1898 Ber. Bot. Ges. **16** 37.

122) LIDFORSS 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38** 343. 1908 Lunds Univ. Arsskrift N. F. Abd. 2 4.

123) VOECHTING 1902 Bot. Ztg. **60** 87.

124) STAHL 1884 Ber. Bot. Ges. **2** 383. Entsprechende Beobachtungen für Equisetum bei LUDWIGS 1911 Flora **103** 391.

phototropisch geworden sind (Kap. 5, 2), sondern weil sie, wie ein einfacher Versuch zeigt, jetzt positiv geotropisch reagieren. Diese Umstimmung ist für die Pflanze von großem Nutzen, denn sie verhindert das Rhizom, aus dem Erdreich herauszuwachsen, wenn es etwa ein geneigtes Terrain bewohnt. Andere Rhizome reagieren freilich ganz anders und doch auch zweckmäßig, wenn sie infolge von Beleuchtung negativ geotropisch werden und sich gleichzeitig in Laubsprosse verwandeln. Aehnlich wie die Adoxa-Rhizome verhalten sich die Seitenwurzeln, die bei Beleuchtung einen viel kleineren Grenzwinkel mit ihrer Hauptwurzel bilden, als das im Dunkeln der Fall ist (Fig. 105).

Aber auch in Fällen, wo eine biologische Deutung ausgeschlossen erscheint, ist eine Aenderung der geotropischen Reaktion durch Licht nachgewiesen, so z. B. an der Koleoptile von Avena[125]). Wie früher ausgeführt, wird jede geotropische Krümmung durch Autotropismus früher oder später rückgängig gemacht. Bei Avena kann durch allseitige Belichtung zunächst einmal der autotropische Ausgleich der geotropischen Krümmung gefördert werden, es kann aber schließlich sogar eine deutliche positiv geotropische Krümmung nach dem völligen Abklingen der negativen eintreten. Die Größe dieser Gegenkrümmung scheint von der Lichtmenge abzuhängen; schon relativ kleine Mengen haben den geschilderten Erfolg. — Auf dem gleichen Gebiet dürfte die schon ältere Beobachtung beruhen, daß eine $^1/_2$—2stündige Belichtung mit 500 MK die geotropische Präsentationszeit erhöht, also die geotropische Empfindlichkeit vermindert[126]).

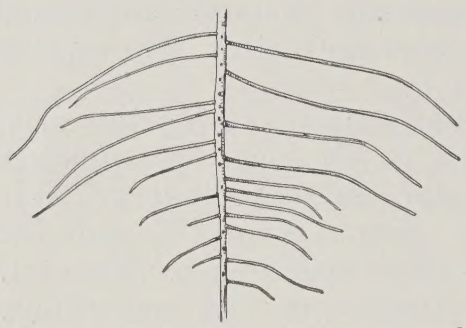


Fig. 105. Stück einer Hauptwurzel von Phaseolus in Wasserkultur. Von den vier Reihen der Seitenwurzeln sind bloß zwei gezeichnet. Diese befanden sich zunächst in Dunkelheit, dann in diffusem Licht.

Auch das Medium, in dem die Wurzel wächst, ist von großer Bedeutung für die Reaktionsweise der Seitenwurzeln; Sachs[127]) fand für diese nicht die gleiche Ruhelage, wenn er seine Kulturen in Erde, Wasser oder feuchter Luft ausführte. Am größten ist die Differenz zwischen dem Verhalten der Wurzel in Erde und Luft; sie tritt auch in deutlicher Weise an der Hauptwurzel hervor[128]). Wird diese in Erde mit der Spitze nach oben gerichtet, so erfolgt eine starke Krümmung, die fast stets mit der Einstellung in die normale Wachstumsrichtung endet; wird aber der gleiche Versuch in feuchter Luft ausgeführt, so erfolgt nur eine geringere Abwärtskrümmung in flacherem Bogen, und die Spitze der Wurzel wächst dann mehr oder weniger horizontal weiter. Es ist bei Kultur in feuchter Luft offenbar das geotropische Reaktionsvermögen geschwächt oder der Autotropismus verstärkt; jedenfalls kann man durch Anwendung einer stärkeren Fliehkraft (54 *g*) auch in feuchter Luft dieselbe Reaktion an der Hauptwurzel erzielen, somit dasselbe

125) Bremekamp 1921 Rec. trav. bot. néerl. **18** 373. Clark 1913 Zeitschr. f. Bot.
126) Krones 1914 Sitzungsber. Wien. Akad. **123**.
127) Sachs siehe Anm. 119.
128) Elfving 1880 Acta soc. Fenn. **12**.

orthotrope Verhalten herstellen, wie es die im Boden wachsende Wurzel bei der einfachen Schwerewirkung zeigt. Damit kommen wir auf einen vierten äußeren Faktor zu sprechen, der die Reaktionsweise der Pflanzenorgane mitbestimmen kann, die Größe der Fliehkraft. Wir wissen nämlich schon durch SACHS[127]), daß bei verstärkter Fliehkraft die Nebenwurzeln ihren Grenzwinkel ändern, mehr der orthotropen Reaktionsweise sich nähern, und nach CZAPEK[129]) dürfte für die Rhizome dasselbe gelten.

Eine grundlegende Veränderung der Reaktionsweise in Abhängigkeit von der Intensität der Fliehkraft findet sich bei Hauptwurzeln, die bei höheren Fliehkräften von positiver zu negativer Reaktion übergehen[130]). Namentlich bei Entfernung der Spitze tritt die negative Krümmung besonders gut bei Lupinus albus auf, während mittlere g-Intensität zuerst zu positiven und dann erst zu negativen Reaktionen führen; bei kräftiger Fliehkraftwirkung fällt aber die positive Krümmung ganz weg und setzt sofort die negative ein. Bei nicht-dekapitierten Wurzeln äußert sich die stark vermehrte Reizmenge in einer verspäteten positiven Reaktion an der Spitze, während die älteren wachsenden Zonen sich negativ krümmen[131]).

Blicken wir zurück, so sehen wir durchaus nicht die konstante Reaktionsweise auf die Schwerkraft, wie das zunächst der Fall schien, vielmehr eine weitgehende Veränderlichkeit; sie erinnert an die je nach „Stimmung" verschiedene Reaktionsweise eines höheren Tieres. Man spricht deshalb auch bei der Pflanze von „Stimmung" und von Veränderung der Stimmung der „Umstimmung"[132]). Damit soll aber weder angedeutet werden, daß man an psychische Prozesse denkt, noch soll gesagt sein, daß es sich um nicht gesetzmäßige Vorgänge handelt. Man hat nur den Sinn des Wortes Stimmung erweitert, wie das gewöhnlich bei Benutzung vorhandener Worte zur Bezeichnung neuer Begriffe geschieht. Zweckmäßiger ist vielleicht mit FITTING[133]) von Umschaltung zu reden. Am besten aber scheint es uns, solche Ausdrücke ganz zu vermeiden und nur von der Aenderung der Reaktionsweise zu reden, wie das oben geschah.

Einen Einblick in die Ursachen der Reaktionsänderung haben

---

129) CZAPEK 1895 Sitzber. Wien. Akad. **104** 1197.

130) JOST und STOPPEL 1912 Zeitschr. f. Bot. 4 206.

131) BREMEKAMP 1921. Rec. trav. bot. néerl. 18 424 hat eine Einwendung gegen die Deutung dieser Versuche gemacht, die sich bei einer Nachuntersuchung durch WISSMANN (Diss. Heidelberg 1923) als nicht stichhaltig erwiesen hat.

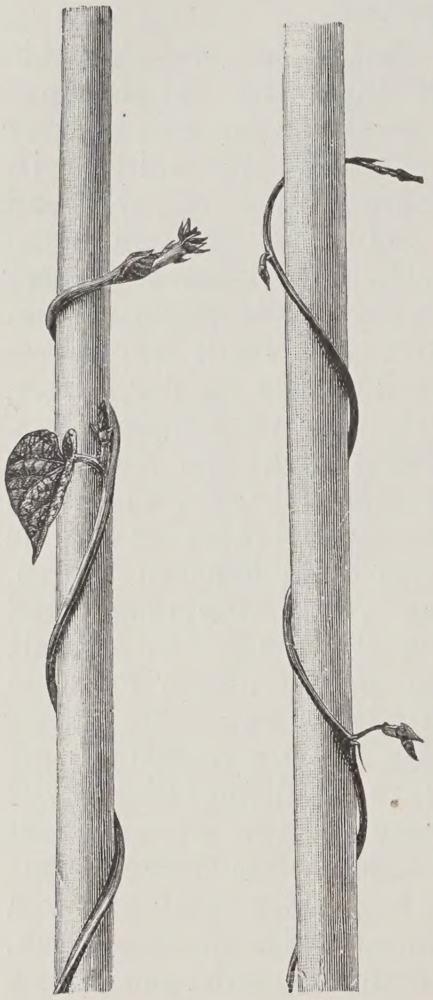
Auch LUNDEGARDH (1918 Bot. Notiser) hat über negative Krümmungen bei Wurzeln nach geotropischer Reizung berichtet. Er unterscheidet dabei 1) autotropische Krümmungen, d. h. Rückkrümmungen, die über das Ziel hinausgehen, also nach Geradestreckung der vorher positiv gekrümmten Spitze diese negativ krümmen. Sie waren bei allen Reizintensitäten, auch den schwächsten, zu beobachten. 2) Echte negative geotropische Vorgänge, die von einer bestimmten Reizmenge (etwa 50 gMin.) an zu einer Depression der positiv geotropischen Krümmung führen und schließlich sogar eine sehr beträchtliche Verlängerung der „Reaktionszeit" herbeiführen. Bei einer Reizdauer von 5 Minuten ergibt eine Intensität von 6, 9, 17 und 111 g annähernd die gleiche Reaktionszeit, während 487 g erheblich vergrößerte Reaktionszeit hat. Die eigentlichen negativen Krümmungen hat LUNDEGÅRD anscheinend nicht gesehen.

132) Man vgl. NOLL 1896 Das Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Senckenb. Ges. Frankfurt. PFEFFER 1893 Die Reizbarkeit der Pflanzen. (Verhandl. Ges. d. Naturf.). CZAPEK 1898 Jahrb. wiss. Bot. 32 175.

133) FITTING Handw. d. Naturw. 8 276.

wir mit Sicherheit wohl noch in keinem Fall. Es wäre von großem Interesse, wenigstens zu wissen, an welcher Stelle des so komplizierten Reizprozesses diese Aenderung eintritt.

Windepflanzen. Bei den bisher studierten Pflanzen waren durchweg die Organe, die zur Ausführung einer Orientierungsbewegung schreiten, kräftig genug, diese auch durchzuführen, wobei sie sehr häufig größere Massen passiv zu bewegen, also ansehnliche Arbeitsleistung zu vollziehen hatten. Wir haben gesehen, daß nicht selten die Pflanzen befähigt sind, noch eine sehr viel größere Arbeit auszuführen, als ihnen durch das Gewicht der passiv bewegten Teile auferlegt wird. Grundbedingung für derartige Leistungen ist nun aber eine gewisse Festigkeit; wo diese fehlt, da wird sich z. B. ein horizontal gelegter Stengel, trotz seines negativen Geotropismus, niemals völlig aufrichten können. Es gibt nun tatsächlich eine große Menge von Pflanzen, deren Sprosse dem Boden anliegen, wenn sie nicht unter Ausnutzung der Festigkeit anderer Pflanzen sich erheben können. Solche Pfanzen nennt man Kletterpflanzen. Sie treten uns in ihrer einfachsten Form entgegen, wenn wir etwa Galium Aparine betrachten, das nach Erreichung einer gewissen Höhe umsinkt, sich dabei häufig auf benachbarte Pflanzen legt und durch seine Stacheln am Herabgleiten gehindert ist. Bei anderen Pflanzen treffen wir schon kompliziertere Apparate an, mit denen sie sich festhalten, so z. B. die Haken von Uncaria oder Strychnos [133a]). Diese Organe ergreifen aber die Stützen nur zufällig und führen keine aktiven Bewegungen zum Ergreifen der Stütze aus, wie wir sie bei zwei großen Pflanzengruppen, nämlich bei den Ranken- und Windepflanzen, regelmäßig vorfinden. In biologischer Hinsicht haben beide viel Gemeinsames, denn beide sparen sich die Ausbildung eigener Skelettgewebe in den Achsen und benutzen irgendwelche feste Körper als Stütze für die Last ihrer Blätter. In der Natur sind diese Stützen fast immer lebende oder abgestorbene Pflanzenteile, und deshalb sind Winde- und Rankenpflanzen, so gut wie die Epiphyten, von der Existenz anderer Gewächse abhängig; ja man kann sie im gewissen Sinn sogar mit den Parasiten vergleichen, denn sie können ihre Stützen, wenn diese lebende Pflanzen sind, freilich nur indirekt, schädigen, indem sie ihnen das Licht entziehen.



I *II*

Fig. 106. *I* Linkswindender Sproß von Pharbitis. *II* Rechtswindender Sproß von Myrsiphyllum asparagoides. Aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen".

133a) Treub 1882/83 Annales Buitenzorg 3. Schenk 1892 Beitr. z. Biol. u. Anatomie d. Lianen. Jena. Ewart 1898 Annales Buitenzorg 15 187.

Die Bewegungen aber, die bei den Windepflanzen zur Ergreifung der Stützen führen, sind in physiologischer Hinsicht so sehr verschieden von denen der Rankenpflanzen, daß wir an eine gemeinsame Behandlung beider Gruppen nicht denken können. An dieser Stelle gehen wir nur auf die windenden Pflanzen ein, da bei diesen der Geotropismus auf alle Fälle eine Rolle spielt, was bei den Ranken nicht zutrifft.

Bei den Windepflanzen umwächst der Stengel, und zwar handelt es sich um den Haupttrieb, die Stütze in Schraubenwindungen; da diese Windungen eng anliegen und einen Druck auf die Stütze ausüben, und da außerdem die windenden Stengel häufig rauh sind, so ist die Befestigung eine sehr sichere, und ein Herabgleiten von der Stütze für gewöhnlich ausgeschlossen. Wenn wir eine Windepflanze näher betrachten, etwa eine Calystegia, die im Frühjahr austreibt, so bemerken wir, daß ihre Triebe zuerst immer streng orthotrop und negativ geotropisch sind und sich durch die eigene Festigkeit aufrecht erhalten. Nach Erreichung einer gewissen Höhe aber beugt sich die Spitze des Sprosses, und zwar durch eine aktive Bewegung, nicht durch Gewichtswirkung, vorn über und nimmt nun in ungefähr horizontaler Stellung eine plagiotrope Lage ein. Im selben Moment beginnt aber auch eine eigenartige Bewegung an ihr aufzutreten, die wir „kreisende Bewegung“ nennen wollen, weil das Horizontalende nach Art eines Uhrzeigers um die feststehende vertikale Basis rotiert. Diese Bewegung dauert von dem Moment ihres Entstehens an so lange, wie der betreffende Sproß im Wachstum verbleibt, und sie behält in der Regel eine bestimmte Richtung dauernd bei; bei der Mehrzahl der Windepflanzen erfolgt die kreisende Bewegung von oben her gesehen in der Richtung entgegengesetzt der Uhrzeigerbewegung, nach links, wie man gewöhnlich zu sagen pflegt; in der Richtung des Uhrzeigers kreist z. B. der Hopfen und das Geisblatt (rechts); abwechselnd rechts und links gerichtete Rotation hat man z. B. bei Bowiea volubilis und Loasa lateritia beobachtet. Die linkskreisenden Pflanzen winden auch links (Fig. 106 *I*), d. h. die „Wendeltreppe“, die sie bilden, steigt von links unten nach rechts oben, von oben gesehen, entgegen dem Uhrzeiger; die rechtskreisenden Pflanzen winden auch rechts (Fig. 106 *II*). Da also offenbar eine nahe Beziehung zwischen dem Winden und der kreisenden Bewegung besteht, so haben wir diese uns noch unbekannte Form der Bewegung etwas genauer zu betrachten.

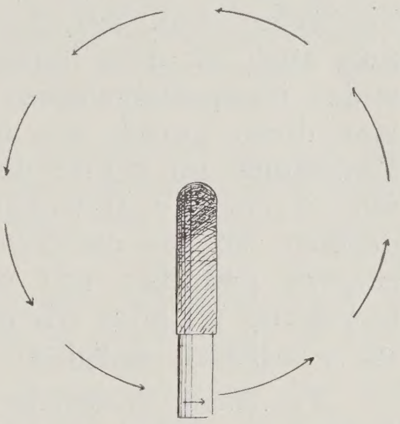


Fig. 107. Kautschukschlauch (schraffiert) durch ein Stück Blei übergebogen. Von oben gesehen.

Am leichtesten macht man sich die kreisende Bewegung klar, wenn man sich ein einfaches Modell herstellt. Man befestigt einen starkwandigen Kautschukschlauch mit seiner Basis an einem lotrecht stehenden Stab, steckt in seine Spitze ein Stück Bleirohr, das gerade schwer genug ist, um diese in die horizontale Lage zu zwingen, und führt nun durch seitlichen Druck die Spitze des Schlauches dem Uhrzeiger entgegengesetzt (Fig. 107) im Kreis herum. Hat man am Ende

des Bleirohrs in radialer Richtung eine Nadel angebracht, die beim Beginn der kreisenden Bewegung nach unten zeigt, so findet man diese Nadel nach $^1/_4$ Umdrehung auf der linken Seite (von außen betrachtet), nach $^1/_2$ Umdrehung nach oben zeigend usw.; man stellt also fest, daß die Drehung des horizontalen Teiles um seine Längsachse, von außen gesehen, in der Richtung des Uhrzeigers verläuft. Von dieser der kreisenden Bewegung entgegengesetzt gerichteten Drehung kann man sich auch leicht überzeugen, wenn man auf dem Schlauch eine Längslinie anbringt, die man dann um die Achse des horizontalen Schlauchteiles rotieren sieht. Es wechselt also bei der kreisenden Bewegung in jedem Moment die vorausgehende Kante. Will man die kreisende Bewegung so ausführen, daß dauernd eine bestimmte Kante in der Bewegung vorausgeht, so braucht man nur das Schlauchende beim Herumführen festzuhalten; hat man es in dieser Weise einmal im Kreise herumbewegt, so ist am unteren Ende des Schlauches eine Torsion entstanden, die sich beim Loslassen des Schlauchendes sofort auflöst, wobei dann natürlich dieses dieselbe Drehung auf einmal ausführt, die zuvor während des ganzen Umlaufes erfolgte. Markieren wir nun auch an dem horizontalen und dem gebogenen Teil des Sproßendes einer Calystegia eine Kante durch eine Tuschelinie, so sieht man diese, gerade wie die Nadel im Modell, während der kreisenden Bewegung im Sinne des Uhrzeigers wandern. Hat das Sproßende eine kreisende Bewegung um 360^0 entgegen dem Uhrzeiger ausgeführt, so hat es sich zugleich auch um 360^0 im Sinne des Uhrzeigers gedreht; mit anderen Worten, nach einer vollen Kreisbewegung ist alles wieder beim alten, und es findet keinerlei Torsion im vertikalen Sproßteil statt.

Die älteste Vorstellung über die Natur der Kreisbewegung ist offenbar die, daß sie aus inneren Ursachen erfolge, also eine rein „endonome" Bewegung sei. So hat z. B. DARWIN gedacht. NOLL hat gegen diese Auffassung vor allem folgendes geltend gemacht[134]): Stößt die Spitze einer kreisenden, aber noch nicht windenden Pflanze gegen eine Stütze, so wandert jetzt die Linie stärksten Wachstums nicht mehr um den Stengel herum, sondern sie bleibt in der Kante, die der Stütze gegenüberliegt, der Sproß wird immer fester der Stütze angepreßt. Wäre nun die kreisende Bewegung endonom, so müßte von selbst nach einiger Zeit die Kante stärksten Wachstums auf die Unterseite gerückt sein, später dann auf die Kante, die der Stütze anliegt — kurz es müßte zu einer Abhebung des Sprosses von der Stütze kommen. — Aus den Beobachtungen und Bemerkungen, die NIENBURG und BREMEKAMP[135]) zu dieser Darstellung NOLLS gemacht haben, geht zweifellos hervor, daß sie nicht ganz einwandfrei ist, daß also ein wirklich exakter Beweis gegen die „Endonomie" nicht vorliegt. Nach Ablehnung der endonomen Natur der kreisenden Bewegung sucht NOLL nachzuweisen, daß sie von der Schwerkraft veranlaßt wird. Durch die Erdschwere soll hier aber nicht eine obere oder untere Kante im Wachstum gefördert werden, sondern eine Flanke; bei den linkswindenden Pflanzen ist es die rechte Flanke (Gipfel von oben gesehen), die stärker wächst als die gegenüberliegende. Aber nicht am ganzen Sproß der Windepflanze findet eine solche „lateralgeotropische" Reaktion statt; sie ist vielmehr auf die Uebergangsregion zwischen dem aufrechten und dem horizontalen Teil des Sproßendes beschränkt; der aufgerichtete Teil ist einfach negativ geotropisch, der horizontale diageotropisch. Es findet also mit dem Alter des Sprosses eine allmähliche Aenderung der Reaktionsweise statt, die auch in anderen Fällen fest-

134) NOLL 1892 Heterogene Induktion S. 46 und schon Bot. Ztg. 1885; vgl. auch 1901 Sitzber. Niederrh. Ges.; 1906 Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen 8. Aufl.

135) NIENBURG 1911 Flora **102** 136. BREMEKAMP 1912 Rec. trav. bot. néerl. **9** 66.

gestellt wurde. Wenn nun in der Uebergangsregion die rechte Flanke zu stärkerem Wachstum veranlaßt wird, so muß diese konvex werden. Im gleichen Moment aber rückt sie auf die Oberseite, und eine andere Kante, die bisher unten lag, kommt auf die rechte Flanke. So umzieht also die Linie stärksten Wachstums den Stengel. Wie NIENBURG ausführte, wird bei dem oben erwähnten Modell die Kreisbewegung durch den Druck des Fingers der Spitze aufgezwungen und ihre Folge ist die verschiedene Länge der Kanten. Bei der Pflanze soll umgekehrt durch die verschiedene Länge der Kanten die Kreisbewegung zustande kommen. Wenn beim Gummischlauch eine Drehung des Endes um seine Längsachse zur Vermeidung von Torsionen eintreten muß, so frägt sich, ob auch in der Pflanze gewissermaßen eben begonnene und wieder sich auflösende Torsionen die Drehung des Sprosses bewirken und so dafür sorgen, daß neue Kanten in Reizstellung kommen.

Die Beweise, die NOLL für den Einfluß der Schwerkraft auf die kreisende Bewegung anführt, sind kurz folgende:

1) Wie schon SCHWENDENER beobachtete und BARANETZKI bestätigte, hört die kreisende Bewegung auf dem Klinostaten bald auf und macht unregelmäßigen Bewegungen Platz.

2) Wird ein linkswindender Sproß, der längere Zeit am Klinostaten rotiert hat, horizontal gelegt, so krümmt er sich nach rechts und gleichzeitig etwas in die Höhe. Wird er nun um 180° gedreht, so gleicht sich diese Krümmung aus und es bildet sich eine neue, wieder nach rechts. Es ist also immer die rechte Flanke bei einem Linkswinder, die sich zuerst verlängert. Die beobachtete Krümmung ist eben der von BARANETZKI zuerst entdeckte ‚Lateralgeotropismus‘. Daß die durch ihn bewirkte Krümmung nicht genau in horizontaler Ebene erfolgt, hängt damit zusammen, daß neben dem Lateralgeotropismus auch schon negativer Geotropismus mitspielt.

3) Wird eine linkswindende Calystegia invers gestellt [136]) also mit dem Gipfel nach unten, so ist auch die im Augenblick zuvor geförderte und deshalb konvexe Kante nach links gekommen, die Konkavseite dagegen befindet sich rechts; dementsprechend sieht man alsbald die Krümmung sich abflachen und in die entgegengesetzte Richtung übergehen. Es lösen sich dann aber auch die 2—3 jüngsten Windungen von der Spitze ab, der Sproß richtet sich neben der Stütze wieder nach oben und schließlich windet er dann im gleichen Sinne wie zuvor wieder nach oben; Linkswinder bleibt Linkswinder, Rechtswinder Rechtswinder.

4) Wohl nicht gerade für einen Beweis des Lateralgeotropismus, aber doch immerhin als aus ihm verständlich betrachtet NOLL endlich gewisse Versuche mit abgeschnittenen Gipfeln von Windepflanzen, die an der Spitze fixiert wurden und nun im entgegengesetzten Sinne winden als bisher. Aus einem Linkswinder war ein Rechtswinder geworden. Wie NIENBURG [137]) mit Recht betont, ist auch bei rein autonomer Natur der kreisenden Bewegung dieses Resultat zu erwarten. Denn wenn ein Linkswinder die Linie stärksten Wachstums entgegengesetzt dem Uhrzeiger den Stengel umwandern läßt, so wird sie nach Inversstellung und Fixierung des Gipfels im Sinne des Uhrzeigers verlaufen. Nach VOSS [137a]) kann bei gewissen Pflanzen (Bowiea) die Schwerkraft durch einseitig einfallendes Licht ersetzt werden.

Zu der NOLLschen Theorie ist folgendes zu bemerken: Daß die basalen Teile der Windepflanze negativ geotropisch sind, darüber herrscht keine Meinungsverschiedenheit. Daß aber die mehr oder weniger horizontal schwebende Spitze diageotropisch sei, das hat BREMEKAMP [135]) widerlegt, der zeigen konnte, daß diese Spitze nur deshalb für gewöhnlich keine Krümmung ausführt, weil sie durch die darunter liegende Zone, die wir die „Uebergangszone“ zwischen der negativ geotropischen Basis und der horizontalen Spitze nennen wollen, in einer Art von Klinostatenbewegung erhalten wird.

Legt man die basale Region fest (durch Eingipsen), so zeigt jetzt die Spitze, die man etwa in Vertikallage gebracht hat, sofort eine kreisende Bewegung, wie sie zuvor die Uebergangsregion aufgewiesen hatte. Und BREMEKAMP versichert, daß diejenige Kante zuerst konvex wird, die die Verlängerung der

---

136) SACHS 1882 Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1. Aufl. S. 820.
137) NIENBURG 1911 (Anm. 135) S. 143.
137a) VOSS 1902 Bot. Ztg. **60** 231.
138) Diese Ueberlegung NIENBURGS scheint uns nicht einwandfrei zu sein. Vielmehr ist es unter gewissen Voraussetzungen wohl möglich, daß durch Lateralgeotropismus der in negativen Geotropismus übergeht, eine Flankenbewegung zustande kommt.

normalerweise konvex werdenden Kante der Uebergangsregion bildet. — Die Hauptfrage ist aber die, ob in der Uebergangsregion wirklich durch die Schwerkraft eine Flanke gereizt wird. NIENBURG sucht nachzuweisen, daß durch eine solche Reizung niemals eine Kreisbewegung zustande kommen könne[138]) und erblickt in dem Aufhören der rotierenden Bewegung auf dem Klinostaten keinen Beweis für die Mitwirkung der Schwerkraft. So kehrt NIENBURG wieder zurück zu der alten Annahme, daß die kreisende Bewegung endonomer Natur sei.

Auch BREMEKAMP[135]) läßt das Herumwandern der Linie stärksten Wachstums endonom erfolgen, aber die Schwerkraft soll in sehr merkwürdiger und recht unverständlicher Weise dahin wirken, daß dieses Herumwandern mit periodisch wechselnder Geschwindigkeit vor sich geht[139]). Noch bunter wird das Bild, wenn wir die neueste Arbeit über die kreisende Bewegung hinzunehmen. GRADMANN[140]) kehrt wieder mehr zu NOLLS Anschauungen zurück, doch sucht er nachzuweisen, daß eigentlich im wesentlichen negativer Geotropismus allein die Bewegung herbeiführe. Es soll die Wachstumsförderung einer Kante in dem Moment induziert werden, wenn sie nach unten schaut, die Krümmung soll aber erst eintreten nach Ablauf einer Reaktionszeit, und inzwischen hat die gereizte Kante eine ganz andere Lage eingenommen. Genau genommen, reicht nun freilich der negative Geotropismus nicht aus, vielmehr nimmt GRADMANN neben diesem einen Lateralgeotropismus an bzw. er läßt beide zu einheitlicher Wirkung zusammentreten, d. h. die gereizte Kante soll nicht genau nach unten liegen, sondern etwas nach der Seite verschoben sein.

Wieder eine andere Auffassung hat PFEFFER[141]) vertreten. Ihm ist die Schwerkraft nicht eine dirigierende Kraft beim rotierenden Wachstum, sondern in demselben Sinn allgemeine Bedingung, wie das die Temperatur ist. Für diese Ansicht ließe sich vor allem geltend machen, daß dem Licht zweifellos vielfach eine solche Rolle zukommt. Schon MAC DOUGAL[142]) führt mehrere Pflanzen an, die im Dunkeln nicht winden können; ihre Zahl ist durch NEWCOMBE[143]) noch vermehrt worden. Der Unterschied freilich ist der, daß hier nur Licht, nicht aber wie bei der Schwerkraft eine bestimmte Einwirkungsrichtung des Agens verlangt wird.

So ergibt ein Ueberblick über die Literatur die größten Widersprüche, deren Aufklärung recht schwer fällt, und man muß sagen, daß wir von einem Verständnis der kreisenden Bewegung heute weiter als je entfernt sind. Es ist auffallend, wie jeder Autor, ohne seine Vorgänger zu verstehen und die von ihnen festgestellten Tatsachen zu berücksichtigen, möglichst rasch eine neue Theorie aufzustellen und zu begründen sucht.

Es bleibt uns jetzt noch die Frage zu beantworten, was für eine Bedeutung die kreisende Bewegung für das Winden hat. Ein Winden beginnt am kreisenden Sproß erst dann, wenn wir ihm eine Stütze anbieten, die mehr oder minder lotrecht steht. Eine solche Stütze wird dann in lockeren und anfangs sehr flachen Schraubenlinien umwunden, die sich erst allmählich steiler aufrichten. Diese Aufrichtung erfolgt durch negativen Geotropismus und geht bei nachträglicher Entfernung der Stütze — unter sonst geeigneten Umständen — in eine völlige Geradestreckung der Schraubenwindung über, wobei der Stengel dann gedreht erscheint; wird die Stütze nicht entfernt, so tritt nur ein Engerwerden der Windungen und demnach ein Druck auf die Stütze ein. Durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus kommt also die Windebewegung zu-

---

139) BREMEKAMP vertritt auch die Ansicht, daß auf dem Klinostaten die geotropische Reizung der Windepflanze nicht ausgeschlossen, sondern vermehrt werde.

140) GRADMANN 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 337.

141) PFEFFER Pflanzenphysiologie 2. Aufl.

142) MAC DOUGAL 1903 Infl. of light and darkness upon growth and development. New York.

143) NEWCOMBE 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 511.

stande. Die Stütze ist also gewissermaßen nur ein Hemmnis, das sich der kreisenden Bewegung in den Weg stellt. Ohne weiteres verständlich ist es da, daß diese Stütze annähernd senkrecht stehen muß, weil sie sonst einfach nicht erfaßt werden kann. Je länger der überhängende Gipfel einer Windepflanze ist, desto geneigtere Stützen kann sie noch umwinden. Sehr auffallend und exzeptionell ist aber das Verhalten von Akebia[144]), die noch horizontale Stützen umfaßt. Ein solches Verhalten wäre ohne weiteres verständlich, wenn eine Kontaktreizbarkeit (vgl. S. 353) im Spiel wäre, wie Mohl seinerzeit geglaubt hatte. Obwohl die schlingenden Sprosse nicht unempfindlich gegen Kontakte sind[145]), spielen diese aber doch keine Rolle beim Winden.

Das regelrechte Umfassen der Stütze wird noch durch eine Eigentümlichkeit der Schlingpflanzen erleichtert, die bisher nicht erwähnt wurde. Wie die etiolierten Sprosse, haben die Schlingpflanzen außerordentlich lange Internodien mit zunächst klein bleibenden Blättern. Daß diese erst nach Fixierung des tragenden Stengels an der Stütze ihre definitive Größe erreichen, hat mehrere Vorteile; erstens wird das Gewicht der Spitze nicht unnötig vermehrt, zweitens werden Hemmungen in der kreisenden Bewegung, wie sie durch ein Anstoßen großer Blätter an der Stütze erfolgen könnten, vermieden. Daß auch die Länge der Internodien für das Winden von Nutzen ist, bedarf keiner weiteren Erörterung.

Nun gibt es aber auch „freie" Windungen, die an manchen Windesprossen auftreten, die über ihre Stütze hinausgewachsen sind, oder die abgeschnitten im Wasser stehen; sie sind aber ihrer ganzen Entstehung nach zu wenig genau bekannt, als daß man etwas aus ihnen schließen könnte. Kommen auch sie durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus zustande, so müßte die Wachstumsfähigkeit an ihnen sehr viel früher eingestellt werden, als an normalen Sprossen. Für gewöhnlich bemerkt man aber am frei schwingenden Ende einer Schlingpflanze keine solchen freien Windungen, vielmehr ist die Form des Gipfels nach einem vollen Umlauf der kreisenden Bewegung im wesentlichen unverändert; sie ist also in besonders einfachen Fällen eine Krümmung, die fast in einer Ebene verläuft.

Wir vermissen noch sehr eine in die Details gehende Analyse des Windevorganges, die vor allem den Versuch machen müßte, zu zeigen, wann die Reaktion auf eine kurzdauernde Reizung erfolgt und welcher Art sie in den verschiedenen Teilen des Sproßendes ist. Nach Noll sollen die Windepflanzen viel rascher auf geotropischen Reiz reagieren als andere Pflanzen, während Gradmann ihre Reaktionszeit für ebenso groß hält wie anderwärts.

Durchaus nicht alle Forscher sind der Ansicht, daß durch kreisende Bewegung und negativen Geotropismus allein die Windebewegung zustande käme. Bekannt ist, daß Schwendener[146]) außer diesen Faktoren noch eine sog. „Greifbewegung" für nötig hält. Die Spitze des windenden Triebes soll von Zeit zu Zeit mit der Stütze in Berührung kommen, und durch die dabei sich

---

144) Miehe 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 668.
145) Stark 1917 Jahrb. wiss. Bot. **57** 189.
146) Schwendener 1881 Sitzungsber. Berlin 1077. Baranetzky 1883 Mém. d. l'Acad. de St. Pétersbourg (Sér. 2) **31**.

ergebenden Spannungen sollen die Einkrümmungen zu „bleibenden“ Windungen werden. Wir können diese Frage hier nicht verfolgen und verweisen auf die Literatur. Ebensowenig können wir auf die Torsionen[147]) eingehen, die so häufig an windenden Stengeln aufzutreten pflegen, die aber noch recht verschieden gedeutet werden.

Die Windebewegung ist in den verschiedensten Klassen von Pflanzen unabhängig aufgetreten, es wäre gewiß nicht wunderbar, wenn sie bei verschiedenen Pflanzen mit ungleichen Mitteln ausgeführt würde.

Die rotierende Bewegung der Ranken. Die Ranken machen Schwingungen, die im einfachsten Fall pendelartig in einer Ebene erfolgen, meist aber Ellipsen oder gar recht regelmäßige Kreise beschreiben. Im letzten Fall erinnern sie also durchaus an die rotierende Bewegung der Windepflanze. Sie galten bis vor kurzem als rein endonome Bewegungen. Gradmann aber sucht sie in ganz der gleichen Weise zu erklären wie die Kreisbewegung der Windepflanzen, nämlich tropistisch, und zwar geotropisch und autotropisch. Halten wir uns zunächst an eine pendelartige Bewegung, so soll eine einmal induzierte geotropische Bewegung durch Autotropismus nicht nur bis zur Ruhelage, sondern weit über diese hinaus zurückreguliert werden, d. h. es kommt zur Ueberkrümmung, die eine geotropische Induktion in entgegengesetzter Richtung ermöglicht. Jede Bewegung, die in einem gegebenen Moment erfolgt, ist eine bestimmte Zeit, nämlich etwa die Reaktionszeit, früher induziert worden, und hätte damals die Ranke zur Ruhelage hingeführt. Zur Zeit der tatsächlichen Ausführung aber erfolgt die Bewegung in anderem Sinn, weil inzwischen eine neue Lage erreicht worden ist. Auch bei den elliptischen und kreisförmigen Bewegungen gilt Aehnliches. Diese Bewegungen können auch auf dem Klinostaten erfolgen und sollen dann rein autotropischen Ursprungs sein.

Es ist nicht ganz leicht, sich vorzustellen, wie derartige Bewegungen in Gang kommen, wenn man auch vielleicht verstehen kann, wie sie fortgeführt werden; auch scheint uns das von Gradmann beigebrachte Material nicht voll beweisend für seine Theorie. Immerhin aber wird man zugeben müssen, daß durch seine Studien die bisherige Auffassung, wonach diese Bewegungen endonome seien, stark erschüttert ist.

2. Phototropismus.

Auch die Verteilung des Lichtes dient der Pflanze zur Orientierung im Raum; man spricht demnach, so wie vom Geotropismus, auch von einem Phototropismus (Heliotropismus) der Pflanze.

Die Grunderscheinungen des Phototropismus kann man an jeder Keimpflanze von Sinapis alba, die in einiger Entfernung von einem Fenster in Wasserkultur wächst, sehen (Fig. 108); da bemerkt man nach kurzer Zeit, daß der Keimstengel sich dem Fenster zukrümmt, bis er ungefähr in der Richtung des einfallenden Lichtes steht. Umgekehrt verhält sich die Wurzel, sie krümmt sich von der Stelle des Lichteinfalls weg. Die Blätter dagegen stellen sich teils passiv, durch die Krümmung des Stengels, teils durch eigene Bewegungen so, daß ihre Oberseite vom Licht getroffen wird. Daß das Licht, genauer gesagt der einseitige Lichteinfall, die Ursache dieser Bewegungen ist, kann man mit demselben Apparat nachweisen, den wir beim Geotropismus zum Ausschluß der einseitigen Schwerewirkung benutzten, dem Klinostaten. Stellen wir seine Achse senkrecht und bringen an ihrem Ende eine Scheibe an, so bleiben Pflanzen, die auf dieser Scheibe stehend rotieren, ungekrümmt, während in der Nähe stehende sich dem stärksten Lichte

147) Kolkwitz 1895 Berichte Bot. Ges. **13** 495.

zuwenden. Denselben Effekt kann man natürlich auch erzielen, wenn man die Lichtquelle um die Pflanze rotieren läßt, oder wenn man die letztere von zwei oder von allen Seiten gleich stark beleuchtet. Wie auf die Schwerkraft, so reagieren auch auf die einseitige Beleuchtung die einzelnen Organe der Pflanze in verschiedener Weise. Die orthotropen stellen sich in die Lichtrichtung und wachsen entweder positiv phototropisch zur Lichtquelle hin, oder negativ phototropisch von ihr weg. Die plagiotropen Organe dagegen stellen sich unter einen bestimmten Winkel zum einfallenden Licht. Fast durchweg sind die in bezug auf die Schwere orthotropen Organe auch bei phototropischer Reizung orthotrop, und das plagiotrope Verhalten anderer Organe tritt ebenfalls beim Photo- wie beim Geotropismus in gleicher Weise hervor. Meistens besitzt ein bestimmtes Organ für Licht und Schwere Empfindung, und wenn die von beiden Kräften eingeleiteten Reaktionen sich nicht gegenseitig aufheben sollen, so muß ein positiv geotropisches Organ negativ phototropisch, ein negativ geotropisches positiv phototropisch sein; die Erfahrung lehrt denn auch, daß das zumeist der Fall ist. Indes werden wir sehen, daß die phototropische Reaktionsweise keine so konstante Eigenschaft der Pflanzenorgane ist wie die geotropische.

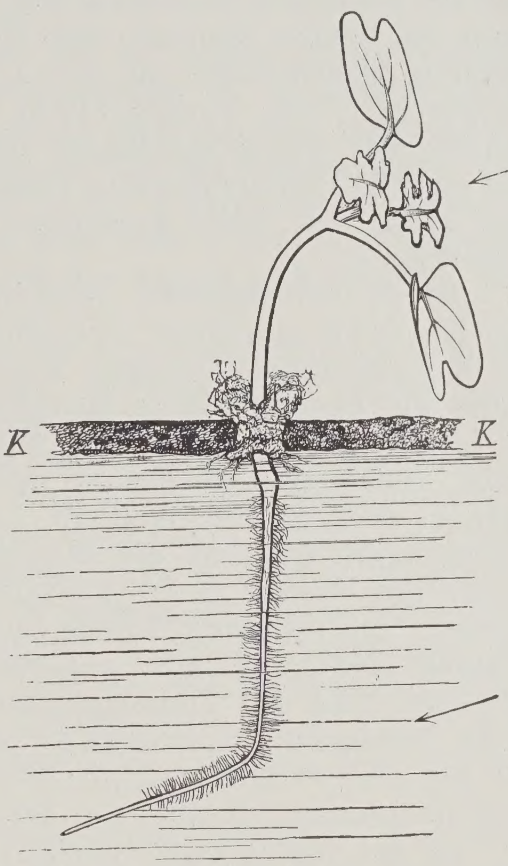


Fig. 108. Keimpflanze von Sinapis alba in Wasserkultur. *K* Korkplatte als Schwimmer. Die Pfeile markieren den Lichteinfall. Der Keimsproß ist positiv, die Wurzel negativ phototropisch. Aus „Lehrbuch d. Botanik f. Hochschulen".

Will man also den Phototropismus für sich studieren, so muß man den Geotropismus ausschließen. Das ist in der Tat möglich; man kann die Pflanze um die horizontale Achse des Klinostaten in vertikaler Ebene rotieren lassen, und kann sie dabei so aufstellen, daß sie nur von einer Seite Licht empfängt, wenn man die Ebene, in der die Rotation erfolgt, parallel zu einem Fenster stellt, durch welches das Licht einfällt. Allein die Erfahrung hat gezeigt, daß eine so komplizierte Versuchseinrichtung nicht immer nötig ist, da der Einfluß des Lichtes sich vielfach so geltend macht, als ob ein Geotropismus überhaupt nicht vorhanden wäre. Wir begnügen uns hier mit der Konstatierung dieser Tatsache und kommen erst später ausführlicher auf sie zurück.

Verbreitung des Phototropismus. Es ist zunächst einmal die Verbreitung des Phototropismus darzustellen, wobei vorausgesetzt wird, daß ein einseitiger Lichteinfall derart stattfindet, wie das bei Experimenten in einseitig beleuchteten Zimmern der Fall ist. Positiven Phototropismus findet man bei vielen Algen und in sehr weiter Verbreitung bei den Stengeln der höheren Pflanzen, ins-

besondere bei den Keimstengeln; ebenso tritt er an den orthotropen Blättern auf, die an den Keimlingen vieler Monokotylen zu sehen sind. Er ist indes keineswegs auf chlorophyllführende Pflanzenteile beschränkt, denn er kommt bei vielen Pilzen vor; so krümmen sich z. B. die Stiele der Fruchtkörper von Peziza Fukeliana und von Coprinus, die Perithecien mancher Pyrenomyceten und auch die einzelligen Sporangienträger von Phycomyces, Mucor, Pilobolus dem Lichte zu. Auch einige wenige Wurzeln, so z. B. die von Allium sativum, sind positiv phototropisch. Negativer Phototropismus findet sich bei einzelnen Bodenwurzeln, vor allem aber bei den Luftwurzeln; dann bei vielen Ranken, am Hypokotyl der Mistel und an einigen anderen Hypokotylen in der Zeit, wo sie auch positiv geotropisch reagieren. Von einzelligen negativ phototropischen Organen nennen wir die Wurzelhaare der Farne und Lebermoose. Transversalen Phototropismus findet man bei dorsiventralen Organen, also neben den schon genannten Laubblättern z. B. beim Thallus der Lebermoose.

Diese verschiedene Reaktionsweise der einzelnen Organe ist ökologisch durchaus verständlich. Das Lichtbedürfnis ist eben bei verschiedenen Organen sehr ungleich. Wir begreifen in erster Linie die phototropische Reaktion des Laubblattes, denn bei diesem ist ja die Funktion der CO_2-Assimilation aufs engste an den Gewinn einer gewissen Lichtmenge geknüpft. Die positiv phototropischen Stengel aber unterstützen die Laubblätter in ihrem Bestreben, Licht einzufangen, während die Wurzel, die vom Licht nur Schaden leiden kann, ihm durch ihren negativen Phototropismus entflieht. Luftwurzeln und Ranken finden durch ihren negativen Phototropismus Stützen, denen sie sich anlegen oder die sie umschlingen. Wie im letzteren Fall der Phototropismus nicht mehr direkt zur Gewinnung einer bestimmten Lichtlage ausgenutzt wird, so dürfte das auch bei den phototropisch empfindlichen Pilzen sein. Bei ihnen steht der Phototropismus offenbar im Dienste der Sporenverbreitung.

In der Natur trifft einseitiges Licht in exquisiter Weise die Pflanzen, die am Waldesrand gedeihen, oder die unter Bäumen und Büschen wachsen; hier sind denn auch phototropische Krümmungen deutlich genug zu sehen. Aber auch an frei exponierten Pflanzen wird man phototropische Krümmungen erwarten, da doch die Sonne sie umkreist, und ihre Nordseite bedeutend weniger Licht erhält als die Südseite. Man sollte denken, solche Pflanzen krümmten sich dem intensivsten Licht zu, also nach Süden, oder sie hätten im Laufe des Tages verschiedene Stellungen, sie folgten einfach dem Lauf der Sonne. Daß die phototropischen Krümmungen in der Tat so rasch verlaufen können, daß sie dem Lauf der Sonne zu folgen vermöchten, hat WIESNER[148]) experimentell bewiesen. Als er Keimlinge von Vicia sativa in 24 Stunden einmal um ihre Achse sich drehen ließ, während durch den Spalt einer feststehenden Verdunkelungsvorrichtung einseitig Licht einfiel, sah er die Keimlinge trotz der Drehung dauernd nach diesem Spalt geneigt. Aber in der Natur sieht man die Pflanzenorgane im allgemeinen weder dem Lauf der Sonne folgen, noch nach Süden übergeneigt. Das dürfte in erster Linie damit zusammenhängen, daß eben das direkte Sonnenlicht zu hell ist, um

148) WIESNER 1901 Biol. Cbl. **21** 801.

phototropische Krümmungen zu erzielen („Indifferenz“ S. 316). In der Natur kommen die phototropischen Bewegungen viel mehr unter dem Einfluß des diffusen Lichtes als des direkten Sonnenlichtes zustande, worauf WIESNER mehrfach hingewiesen hat. Immerhin gibt es vereinzelte Pflanzen, wie Helianthus und Bidens, die dem Lauf der Sonne täglich folgen[149]).

Nachdem wir jetzt einen flüchtigen Ueberblick über die phototropischen Erscheinungen gewonnen haben, müssen wir mehr ins einzelne dringen und betrachten zunächst die phototropischen Reaktionen etwas genauer.

Wachstumskrümmungen. Da ist in erster Linie hervorzuheben, daß die phototropischen Krümmungen in der Regel durch ungleichseitiges Wachstum bedingt werden, daß also auf der Konvexseite das Wachstum stärker ist als auf der Konkavseite. Die Krümmung beginnt entweder in der Zone maximalen Wachstums oder auch in der weniger wachsenden äußersten Spitze und schreitet nach den älteren Zonen fort, während die zuerst gekrümmten sich autotropisch wieder gerade strecken.

Der Verlauf der Krümmung wurde von LUNDEGÅRDH genauer studiert und ähnlich wie bei der geotropischen Krümmung gefunden[150]). LUNDEGÅRDH unterscheidet eine Startphase, eine eumotorische Phase, wo die Krümmung mit gleicher Geschwindigkeit fortschreitet, und eine Endphase, wo Nachlassen der Krümmung und eventuell Gegenreaktion eintritt. Die Startphase dehnt sich sehr lange aus; bei Avena waren unter LUNDEGÅRDHS Versuchsbedingungen nach einer Stunde erst ganz geringe Krümmungen eingetreten. Die eumotorische Phase geht viel allmählicher in die Endphase über als beim Geotropismus, und bei letzterer sind die autotropischen Gegenreaktionen außerordentlich schwach. Im übrigen gilt bezüglich der Regelmäßigkeit der Erscheinungen hier das Gleiche, was S. 258 beim Geotropismus gesagt wurde.

Wie beim Geotropismus muß konstatiert werden, daß auch phototropische Krümmungen an ausgewachsenen Organen auftreten können, die ihr Längenwachstum von neuem aufnehmen[151]). Die Knoten der Commelineen werden allein durch einseitige Beleuchtung dazu veranlaßt, während bei den Gramineen eine phototropische Krümmung nur dann eintreten kann, wenn durch den Schwerereiz erneutes Wachstum ausgelöst wird (vgl. S. 261). Daß auch verholzte Stämme phototropische Krümmungen ausführen können, hat A. ENGLER gezeigt.

Positive wie negative Organe können sich unter Umständen genau in die Richtung der einfallenden Strahlen einstellen (Fig. 108). Selbst bei horizontal einfallendem Licht kann das noch zutreffen[152]). Wenn aber in diesem Fall, insbesondere bei geringen Lichtintensitäten, keine Einstellung in die Lichtrichtung erfolgt, wird man bedenken, daß eben auch der Geotropismus bei der Gewinnung der Ruhelage mitspielen kann. Doch auch der Auto-

---

149) STEVENS 1903 Bot. Gaz. **35** 363.
150) LUNDEGÅRDH 1912 Archiv f. Bot. **18** No. 3.
151) SCHREITER 1909 Diss. Leipzig. A. ENGLER 1918 Tropismen und exz. Dickenwachstum. Zürich.
152) WIESNER 1878/80 Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschriften d. k. k. Akad. Wien **39** u. **43**.

tropismus stellt sich bei der phototropischen so gut wie bei der geotropischen Krümmung ein, und er kann ebenfalls dazu beitragen, daß die Sprosse nicht völlig in die Strahlenrichtung hineingelangen.

Etwas weniger einfach sind die phototropischen Reaktionen der plagiotropen Organe, also vor allem der Laubblätter, denn hier wird die Ruhelage nicht immer durch einfache Krümmungen, sondern manchmal auch durch Torsionen gewonnen, und die Bewegungen müssen nicht in allen Fällen durch Wachstum bedingt sein, sondern sie können auch Turgorschwankungen entspringen.

Die Laubblätter haben in der großen Mehrzahl der Fälle einen ausgesprochen dorsiventralen Bau, der darauf angelegt ist, daß die Oberseite normalerweise von intensiverem Licht getroffen wird, als die Unterseite. Die Lichtstellung des Laubblattes tritt nun am klarsten hervor, wenn wir uns zunächst an den einfachen Fall halten, daß diffuses Licht einseitig oder wenigstens auf der einen Seite stärker einfällt als auf der anderen. Kommt z. B. das stärkste diffuse Licht senkrecht von oben her, was im Walde nach Wiesners[153]) Untersuchungen die Regel ist, so stellen sich die Blattflächen genau horizontal. Fällt es aber horizontal ein, so werden sich die Blätter, je nach ihrer Stellung am Stengel, recht verschieden verhalten müssen, wenn sie möglichst viel Licht auffangen wollen. Man wird aber im wesentlichen vier verschiedene Stellungen unterscheiden, in denen sich ein Blatt zu einer seitlichen Lichtquelle befinden kann: Entweder ist es auf der vorderen beleuchteten, oder auf der beschatteten hinteren Kante inseriert, oder auf der rechten oder der linken Flanke. Die Bewegungen dieser Blätter verlaufen nach Frank[154]) folgendermaßen: „Die an der Lichtkante stehenden Blätter krümmen sich, so daß ihre Oberseite konvex wird; das Blatt neigt sich nach unten und kehrt schließlich seine Fläche dem Licht zu. Dasselbe erreicht ein Blatt auf der Schattenseite dadurch, daß es auf der Oberseite konkav wird, sich also nach aufwärts krümmt. Die seitlichen Blätter können die optimale Lichtlage offenbar durch Krümmungen in der Ebene nicht erreichen, sie machen daher Torsionen, welche die Lamina vertikal stellen, so daß der eine Rand nach oben, der andere nach unten schaut, während die Fläche senkrecht zum Lichte steht.“ Nicht alle Pflanzen verhalten sich in dieser Weise. An der in Fig. 109 abgebildeten Calystegia ist zu sehen, daß die seitlich und rückwärts stehenden Blätter ihre Stiele so lange drehen und krümmen, bis die Blattlamina in die gleiche Position zum Licht gelangt ist, wie bei den vorn stehenden. — Wenn endlich die Beleuchtung die Unterseite des Blattes trifft, so tritt eine Torsion von 180° ein und stellt die normale Lichtlage her. Diesen Fall kann man im Freien an den Blättern der Trauerbäume beobachten,

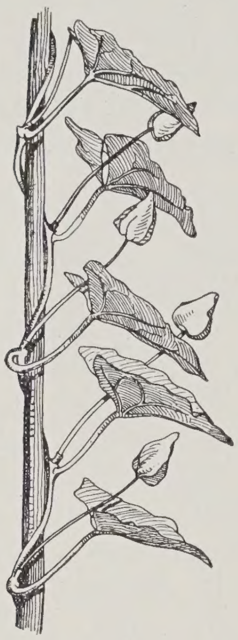


Fig 109. Sproß von Calystegia, der einseitiger, von rechts oben kommender Beleuchtung ausgesetzt war.

153) Wiesner 1899 Biol. Cbl. **19** 1.

154) Frank 1870 Die natürl. wagrechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig. Vgl. auch Lundegårdh 1916 Bot. Tidskr. **10** 438.

man kann ihn auch bei anderen Pflanzen durch Beleuchtung von unten (mittels Spiegels) jederzeit experimentell herstellen.

An welcher Seite des Blattes nun die phototropischen Bewegungen ausgeführt werden, das richtet sich ganz nach dem Bau und der Wachstumsverteilung des Blattes. Meistens sind es basale Teile, seien diese als Blattstiel differenziert oder auch schon Teile der Lamina. Besondere Beachtung verdienen die Blätter mit langen Stielen, denn hier zeigt ja schon der Winkel, der eventuell zwischen Stiel und Fläche besteht, daß diese beiden Komponenten des Blattes nicht gleichartig auf die äußeren Kräfte reagieren; der Blattstiel neigt zu einer mehr aufrechten, die Lamina zu einer mehr wagerechten Lage. Daß trotzdem die Bewegung von der Lamina diktiert wird, werden wir später sehen. Sind die Blätter zusammengesetzt, so werden im allgemeinen, wenigstens von einem gewissen Alter an, die phototropischen Bewegungen von den einzelnen Blättchen ausgeführt.

Torsionen. Die phototropischen Krümmungen sind leicht verständliche Wachstumserscheinungen; dagegen sind wir über die Mechanik der Torsionen noch ganz unaufgeklärt. Man hatte lange Zeit geglaubt, sie kämen nur dadurch zustande, daß eine Reihe von äußeren Faktoren, nämlich Licht, Schwerkraft, Eigengewicht der Organe, deren jeder einzelne für sich zu Krümmungen führt, bei gleichzeitiger Einwirkung Torsionen verursacht; allein die Erfahrungen der neueren Zeit haben sichergestellt, daß Torsionen auch dann auftreten können, wenn von äußeren Faktoren allein das Licht einwirkt. So hat Voechting[155]) nachdrücklich erklärt, daß bei den Blättern der Malvaceen rein photogene Torsionen zustande kommen. Schwendener und Krabbe[156]) sahen diese freilich bei der großen Mehrzahl der Laubblätter auf dem Klinostaten nicht eintreten, wohl aber konnten sie dieselben mit Sicherheit bei gewissen Blütenstielen nachweisen. Auf eine Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten, weshalb jedenfalls häufig bei einseitiger Beleuchtung auf dem Klinostaten keine Torsionen ausgeführt werden, können wir uns hier nicht einlassen. — In neuerer Zeit hat Sierp[157]) die Torsionen näher studiert, die bei horizontalen Sprossen mit dekussierter Blattstellung dafür sorgen daß schließlich sämtliche Blätter auf den Flanken stehen. Die Torsion wird hier im Internodium unter dem sich gerade entfaltenden Blattpaar ausgeführt. Auf den ersten Blick könnte man glauben, daß rein mechanische Verhältnisse von großem Einfluß seien[158]), denn wenn man das obere Blatt eines Knotens abschneidet, so unterbleibt die Torsion, während die Entfernung des unteren keine Bedeutung hat. Es sieht so aus, wie wenn die Last des oberen Blattes die Drehung bewirkte. Allein genauere Studien zeigen, daß das Blatt in ganz anderer Weise tordierend wirkt. Die Torsion tritt nämlich nur ein, wenn die Unterseite des oberen Blattes vom stärksten Licht getroffen wird. Sie unterbleibt, wenn das Blatt frühzeitig rückwärts gebogen und befestigt wird, so daß seine Oberseite

155) Voechting 1888 Bot. Ztg. **46** 501.

156) Schwendener u. Krabbe 1892 Abh. Berl. Akad.; vgl. hierzu auch Sierp Anm. 157.

157) Sierp 1915 Jahrb. wiss. Bot. **55** 343; 1917 Naturwissenschaften.

158) de Vries 1872 Arb. bot. Inst. Würzburg **1** 223.

das Licht erhält. Auch vom unteren Blatt kann die Torsion ausgehen, wenn das stärkste Licht von unten kommt.

Ueber die Mechanik der Torsionen sind wir noch sehr wenig orientiert[159]).

Turgorkrümmungen. Eine nicht geringe Zahl von Blättern vermag, wie wir früher gesehen haben, in besonderen Gelenken, ohne Wachstum, nur durch Turgoränderung, geotropische Bewegungen auszuführen, und dieselben Gelenke sind dann auch zu phototropischen Aktionen befähigt. Bei Robinia Pseudacacia z. B. stehen die Hauptblattstiele und ihre Gelenke im großen und ganzen ziemlich fest, während die Fiederblättchen tagsüber in fortwährender Bewegung sind. Bei schwachen Lichtintensitäten kehren dieselben Stellungen wieder, wie wir sie bei den durch Wachstum vermittelten Blattbewegungen kennen gelernt haben; nehmen wir also der Einfachheit wegen an, der Hauptblattstiel stehe genau horizontal, und das stärkste diffuse Licht falle von oben ein, so finden wir sämtliche Foliola in der Horizontalen ausgebreitet; fällt aber das Licht in der Richtung des Blattstieles von vorn ein, so drehen sich die Blättchen im Gelenk um 90°, so daß sie also ihre Flächen vertikal richten, senkrecht zum Licht. Eine ganz neue Erscheinung tritt uns aber entgegen, wenn wir starkes Licht, direkte Sonnenstrahlen, von oben auf das Blatt einfallen lassen. Unter diesen Umständen erheben sich die horizontal stehenden Fiederblättchen, und je zwei einander gegenüberstehende bilden anstatt Winkel von 180° solche von 90 oder noch weniger Graden, indem sie die Oberseiten nähern. Auch bei einer beliebigen anderen Lage im Raum machen die Fiederblättchen derartige Bewegungen, daß sie dem Licht einen geringeren Einfallswinkel bieten oder gar ihm eine Kante zukehren. Wir haben also hier zwei extreme Stellungen, eine „Flächenstellung", die schwaches Licht möglichst ausnützt, und eine „Profilstellung", die starkes Licht am Organ vorbeigleiten läßt. Ob nun das starke Licht an sich schädigend wirkt, oder ob nur die zu starke Transpiration vermieden wird, jedenfalls sind die Bewegungen zweckmäßige. Insbesondere sind auch die Mittelstellungen zweckmäßig, denn sie gestatten offenbar, eine der Lichtintensität angepaßte Lichtquantität aufzufangen.

Fixe Lichtlage. Die Blätter ohne Gelenke sind nun aber nicht imstande, fortwährend ihre Stellung zu ändern, sie nehmen, solange sie wachstumsfähig sind, eine bestimmte fixe Lichtlage an, und diese wird im allgemeinen nicht durch das direkte Sonnenlicht, sondern durch das stärkste diffuse Licht bestimmt; die Blattflächen stellen sich zu diesem senkrecht. Eine solche Stellung garantiert dem Blatt jedenfalls an trüben Tagen oder an schattigem Standort das Auffangen einer maximalen Lichtmenge; andererseits scheint das direkte Sonnenlicht, schon weil es im Laufe des Tages fortwährend seine Richtung ändert, diese Blätter jedenfalls nie zu schädigen. Diesen Blattypus hat WIESNER[160]) das euphotometrische Blatt genannt und in Gegensatz gebracht zum panphotometrischen Blatt; letzteres stellt sich so, daß das intensive

159) NOLL 1885/87 Arb. Würzburg **3** 189 u. 315 und SCHWENDENER in Anm. 156.

160) WIESNER 1911 Sitzber. Wien. Akad. **120** (I) 119; vgl. auch die Lit. S. 41 Anm. 39); WIESNER 1913 Flora **105** 127.

direkte Sonnenlicht möglichst abgewehrt und doch möglichst viel diffuses Licht aufgenommen werden kann. In typischer Ausbildung finden wir das panphotometrische Blatt bei den sogenannten Kompaßpflanzen[161]). Diese Pflanzen, zu denen unter den einheimischen Lactuca Scariola gehört, haben an schattigem Standort die gewöhnliche Blattorientierung, an exponierten Lokalitäten aber machen ihre Blätter derartige Krümmungen und Drehungen, daß ihre Lamina vertikal wird und in die Nord—Südlage einrückt; die Blätter sind demnach um die Mittagszeit in Profilstellung, am Morgen und am Abend dagegen in Flächenstellung zu den einfallenden Sonnenstrahlen. Für die nach Norden oder Süden am Stengel inserierten Blätter genügt eine basale Torsion, um sie in die Profilstellung zu bringen; dagegen haben die nach Osten oder Westen zu stehenden kompliziertere Bewegungen auszuführen, um in vertikale Nord-Südlage zu gelangen, denn sie begnügen sich nicht etwa damit, durch einfache Aufwärtskrümmung sich mit ihrer Oberfläche dem Stengel anzupressen, sondern sie krümmen sich auch in der Mittelrippe nach Norden oder nach Süden. Im einzelnen sind diese Bewegungen noch wenig studiert[162]).

Bilaterale Blätter. Die Blätter der Kompaßpflanzen sind im ausgebildeten Zustand nicht dorsiventral gebaut, ihre Ostseite hat die gleiche Struktur wie die Westseite. Bilateraler Bau und im Zusammenhang damit vertikale Stellung der Blattfläche kommt nun sehr häufig vor; es sei an Iris und viele neuholländische Akazien und Myrtaceen erinnert. Bei Iris dürfte die Vertikalstellung des Blattes, wenngleich eine Orientierung zu einer bestimmten Himmelsrichtung mit ihr nicht verbunden ist, doch dahin führen, daß die hellsten Strahlen der Sonne, mindestens im Hochsommer und in südlichen Ländern, nicht so voll auf die Lamina auftreffen, wie das bei Horizontallage der Fall wäre; dagegen müssen wenigstens einzelne Blätter der Myrtaceen und Akazien, die ja nicht zum Erdboden, sondern zu dem tragenden Zweig vertikal orientiert sind, von der vollen Mittagssonne senkrecht getroffen werden. Es ist demnach zweifelhaft, ob hier die Stellung des Blattes als ein Schutz vor zu großer Insolation betrachtet werden kann. Möglich, daß diese Blätter überhaupt nicht vom Licht beeinflußt werden. Ganz sicher ist das der Fall bei manchen radiär gebauten Blättern, z. B. denen der Kiefer, von Sedum acre etc., deren fixe Lage derartig ist, daß ebenso häufig die Oberseite wie die Unterseite den stärksten Lichtgenuß hat. Solche Blätter kann man mit Wiesner aphotometrische nennen.

Weitere dorsiventrale Organe. In der Besprechung weiterer Fälle von dorsiventralen, phototropischen Organen müssen wir uns sehr beschränken. Wir sehen also von den Blüten ab[163]) und behandeln nur noch gewisse Organe, die nicht schon von Haus aus dorsiventral sind, sondern bei denen die Dorsiventralität durch äußere Faktoren induziert wird. Die Keimpflanze des Kürbisses ist orthotrop und positiv phototropisch; wenn sie eine gewisse

---

161) Stahl 1881 Ueber sogenannte Kompaßpflanzen. Jena.

162) Ad. Mayer 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 359. Nach Karsten 1918 Flora **111** 48 sollen sich die flachen Glieder der Opuntien bei uns wie die Blätter der Kompaßpflanzen in die Nord-Südrichtung einstellen.

163) Noll 1885/87 zit. in 159. Schwendener 1892 zit. in 156.

Größe erreicht hat, tritt hart über den Kotyledonen eine scharfe Krümmung auf, die nach der Lichtquelle hin erfolgt, aber nicht zur Ruhelage in der Richtung des Lichtes führt, sondern den epikotylen Sproß horizontal stellt; er wächst dann in dieser Richtung weiter und wird auch äußerlich dorsiventral, wenn auf der Unterseite Wurzeln entstanden sind[164]). Ein Seitenstück zu dem Verhalten des Kürbissprosses finden wir bei Hedera Helix[165]). Hier ist der Keimsproß negativ phototropisch und wächst bald in ungefähr wagerechter Richtung fort. Keimpflanzen von Hedera und Cucurbita, bei einseitiger Beleuchtung nebeneinander stehend, müssen demnach ihre Sprosse in entgegengesetzter Richtung wenden; man sieht also dem fertigen plagiotropen Sproß noch die Abkunft vom orthotrop negativ- bzw. positiv-phototropischen Keimling an. Auch bei Hedera treten auf der Unterseite Luftwurzeln hervor, es ist aber bekannt, daß die einmal induzierte Dorsiventralität keine inhärente ist, daß es vielmehr jederzeit gelingt, am Zuwachs eine beliebige Flanke zur Bauch- oder zur Rückenseite zu machen, wenn man sie beschattet oder beleuchtet; vermutlich wird sich Cucurbita ähnlich verhalten. Auf dem Klinostaten bleiben beide Pflanzen bei allseits gleicher Beleuchtung orthotrop. Also streng dorsiventrale Sprosse sind das überhaupt nicht, sie werden, wenn sie aus der Ruhelage herausgebracht sind, diese nicht unter allen Umständen durch Krümmung oder Drehung wieder zu erreichen suchen, sondern sie werden sich auch durch Veränderung ihrer Struktur der neuen Lage anpassen.

Ganz anders verhält sich Marchantia. Die Brutknospe, aus der man sie zu kultivieren pflegt, ist bilateral, und ihre stärker beleuchtete Seite wird zur Oberseite des Thallus; die einmal hergestellte Dorsiventralität läßt sich aber durch Wechsel der Beleuchtung nicht mehr umkehren. Auf eine Veränderung der Lichtrichtung reagiert deshalb die Pflanze im wesentlichen wie ein Laubblatt; Frank hat schon hervorgehoben, daß nicht nur einfache Krümmungen, sondern auch Torsionen den Thallus in seine alte Lichtstellung zurückführen[166]). — An dieser Stelle wären endlich noch diejenigen Seitenzweige zu nennen, die der Anlage nach radiär sind, die aber unter dem Einfluß des einseitigen Lichteinfalles, gerade so wie durch die Schwerkraft, dorsiventral werden. Es können dabei die Blattinsertionen unverändert bleiben, und nur die Blattstiele oder Blattbasen eine Drehung der Lamina auf die Flanke bewirken (Acer, Abies), oder es treten (z. B. bei Cornus mas u. a.) photogene Stammtorsionen auf, die schließlich denselben Dienst tun, wenn sie den Ansatzpunkt des Blattes auf die Flanken führen.

Reizmengengesetz. Um nun tiefer in die phototropischen Vorgänge eindringen zu können, wird es vor allem nötig, die Abhängigkeit der Erscheinungen vom Licht, seiner Intensität, Dauer, Richtung und Zusammensetzung zu studieren.

Wie beim Geotropismus, so zeigt sich auch beim Phototropismus, daß man den Reiz, hier das einseitig einfallende Licht, nicht so

164) Czapek 1898 Flora **86** 425.
165) Sachs 1879 Arb. Würzburg **2** 272.
166) Vgl. Sachs 1879 Arb. Würzburg **2** 226. Czapek 1898 Jahrb. wiss. Bot. **32** 175.

lange einwirken lassen muß, bis eine Krümmung sichtbar wird. Es genügt vielmehr, eine erheblich kürzere Zeit einseitig zu beleuchten, um an den darauf ins Dunkle gebrachten Objekten nachträglich die phototropische Krümmung eintreten zu sehen. Die Minimalzeit, die zu einer eben noch makroskopisch wahrnehmbaren Krümmung führt, nennt man auch hier Präsentationszeit. Es ist von vornherein klar, daß diese bei verschiedenen Lichtintensitäten verschieden sein muß. Ueber die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen Lichtintensität und Präsentationszeit haben uns die Studien von Blaauw und Fröschel[167]) an positiv phototropischen Organen, vor allem dem Keimblatt von Avena, Aufschluß gebracht. Dabei hat sich ganz das gleiche Resultat ergeben, das uns beim Geotropismus zur Aufstellung des Reizmengengesetzes gedient hat. Es handelt sich bei der Aufnahme des phototropischen Reizes nicht um die Intensität und die Dauer des Lichteinfalles an sich, sondern um die **Lichtmenge.** Eine bestimmte Lichtmenge muß eingefallen sein, damit die Pflanze jene minimale Reizung erhält, die gerade eben noch zu einer sichtbaren Krümmung führt. Diese Lichtmenge kann ebensogut durch kurzdauernde, aber sehr starke Lichtblitze, wie andererseits durch sehr schwache, aber langdauernde Beleuchtung erzielt werden. Wir haben Grund zu der Annahme, daß dieses Gesetz keine unbeschränkte Gültigkeit hat, zweifellos aber sind seine Grenzen recht weit. Wir führen einige Zahlen nach Blaauw für Avena an:

Dauer der Belichtung	Intensität in Meterkerzen	Produkt = Reizmenge Meterkerzensekunden
43 Stunden	0,00017	26,3
6 „	0,00085	18,6
1 „	0,00477	17,2
4 Minuten	0,0898	21,6
4 Sekunden	5,456	21,8
$^1/_{100}$ „	1 902	19,0
$^1/_{1000}$ „	26 520	26,5

Daß mit $^1/_{1000}$ Sekunde die untere Grenze der Beleuchtungsdauer noch nicht erreicht ist, hat Fröschel gezeigt, der auch mit $^1/_{2000}$ Sekunde noch phototropische Krümmungen erhielt. Daß aber bei bestimmten Species (z. B. Vicia villosa) noch Intensitäten, die fast 1000mal kleiner sind als die kleinste oben angegebene, phototropische Reaktion ergeben, ist durch Richter[168]) festgestellt; nur fehlt hier die Bestimmung der Präsentationszeit.

Als Reizschwelle wird diejenige kleinste Lichtmenge bezeichnet, bei der gerade eben noch eine sichtbare phototropische Krümmung erfolgt. Die verschiedenen Autoren geben diesen Wert nicht gleich an. So fand z. B. v. Guttenberg[169]) 2,3, Noack[170]) 12 Blaauw[171]) 20 MKS. für Avena; die Differenzen mögen zum Teil vom Material, zum Teil aber auch von der Natur der Lichtquellen herrühren; vor allem aber können Außeneinflüsse, wie z. B.

167) Blaauw 1909 Rec. trav. bot. néerl. **5** 209. Fröschel 1908/09 Sitzber. Wien **117** (I) 235, **118** (I) 1247.
168) Richter 1906 Sitzber. Wien **115** (I) 265.
169) v. Guttenberg 1922 Beitr. z. allg. Botanik **2** 139.
170) Konrad Noack 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 1.
171) Blaauw siehe Anm. 167.

vielleicht die sogenannte Laboratoriumsluft, die Präsentationszeit herabsetzen[172]).

Auch unterschwellige Reize bleiben nicht wirkungslos, vorausgesetzt, daß sie sich wiederholen und so Gelegenheit zur Summierung geben. Auch bei solcher Summierung gilt das Reizmengengesetz.

Nathansohn und Pringsheim[173]) verfuhren in folgender Weise: Brassica-Keimlinge wurden zwischen zwei gleich starken Lampen aufgestellt. Befanden sie sich genau in der Mitte, so mußten sich die zwei phototropischen Reize aufheben, die Keimlinge blieben gerade. Nun wurde das Licht der einen Lampe durch rotierende undurchsichtige Scheiben, die mit Ausschnitten versehen waren, für gewisse Zeiträume abgeblendet. Die Scheiben machten 300—27000 Umdrehungen in der Minute, und die Ausschnitte an ihnen konnten so gewählt werden, daß Reiz und Ruhe zwischen den Werten 1:1 bis 1:32 schwankten. Sollte nun ein Keimling, zwischen den beiden Lampen stehend, keine phototropische Krümmung machen, so mußte offenbar die Pflanze der intermittierenden Lampe in dem Maße genähert werden, als diese abgeblendet war. Es zeigte sich, daß bei jeder untersuchten Lichtintensität und bei jeder Geschwindigkeit der Scheiben die beiden Reize sich stets dann kompensierten, wenn die beiden Lichtmengen gleich groß waren. Auch unser Auge schätzt die beiden Lampen dann gleich hell, wenn die einfallenden Lichtmengen gleich groß sind. Diese unter dem Namen Talbotsches Gesetz in der tierischen Physiologie bekannte Erscheinung gilt also auch beim Phototropismus der Pflanzen, und sie ist eine direkte Folge der Gültigkeit des Reizmengengesetzes. — Wie lange die Ruhepausen zwischen den Reizen sein dürfen, wissen wir nicht; in den Nathansohnschen Versuchen war bei dem Verhältnis Reiz:Ruhe = 1:16 noch gar keine Abweichung vom Talbotschen Gesetz zu bemerken, es war also bei so langer Ruhe noch keine bemerkenswerte Verkleinerung der phototropischen Wirkung eingetreten. So gut wie beim Geotropismus würde man aber auch hier ein Verhältnis von Reiz zu Ruhe finden können, bei dem jede phototropische Wirkung bis zum Einsetzen der nächsten Reizung völlig ausgeklungen ist. Zurzeit können wir nur sagen, daß dieses Verhältnis beim Geotropismus viel größer ist als beim Phototropismus, daß also geotropische Induktionen rascher abklingen als phototropische.

Bei den geschilderten Versuchen wurde die stillschweigende Voraussetzung gemacht, daß stets eine gleich große Fläche beleuchtet wurde. Wie v. Guttenberg[169]) gezeigt hat, wird eine Haferpflanze bei einseitiger Beleuchtung von Präsentationszeitgröße keine Krümmung ausführen, wenn durch vorgesetzte Blenden nur ein Teil von ihr beleuchtet wird. Wird z. B. eine Hälfte oder ein Drittel der sonst beleuchteten Fläche vom Licht getroffen, so muß die Präsentationszeit auf den 2fachen oder 3fachen Wert gebracht werden. Da die phototropische Empfindlichkeit von der Spitze der Haferpflanze an rasch abnimmt, so können nur Längsteile, nicht etwa Querabschnitte, zu solchen Versuchen verwendet werden.

172) Richter 1912 Sitzber. Akad. Wien **121** 1183.
173) Nathansohn u. Pringsheim 1908 Jahrb. wiss. Bot. **45** 137.

Das Reizmengengesetz kann auch noch in anderer Weise als gültig erwiesen werden, indem man nicht die Intensität des einfallenden Lichtes variiert, sondern dessen Richtung. Entsprechend den Erfahrungen mit der Schwerkraft beim Geotropismus zeigt sich hier, daß auch das Licht proportional dem Sinus des Einfallswinkels wirkt. GUTTENBERG[169]), der diese Gesetzmäßigkeit am eingehendsten begründet hat, bediente sich zu dem Zweck vor allem der Kompensationsmethode, d. h. er ließ von zwei Seiten her Lichtstrahlen unter verschiedenen Winkeln einfallen und stellte fest, inwieweit diese sich in ihrer Wirkung aufheben. Da die Spitze der Versuchspflanze (Avena) sich konisch verjüngt, ist tatsächlich nicht das unter 90^0 zur Längsachse einfallende Licht am wirksamsten, sondern das senkrecht zur Oberfläche einfallende. Die Zuspitzung der Koleoptile einerseits, die Empfindlichkeitsabnahme von der Spitze

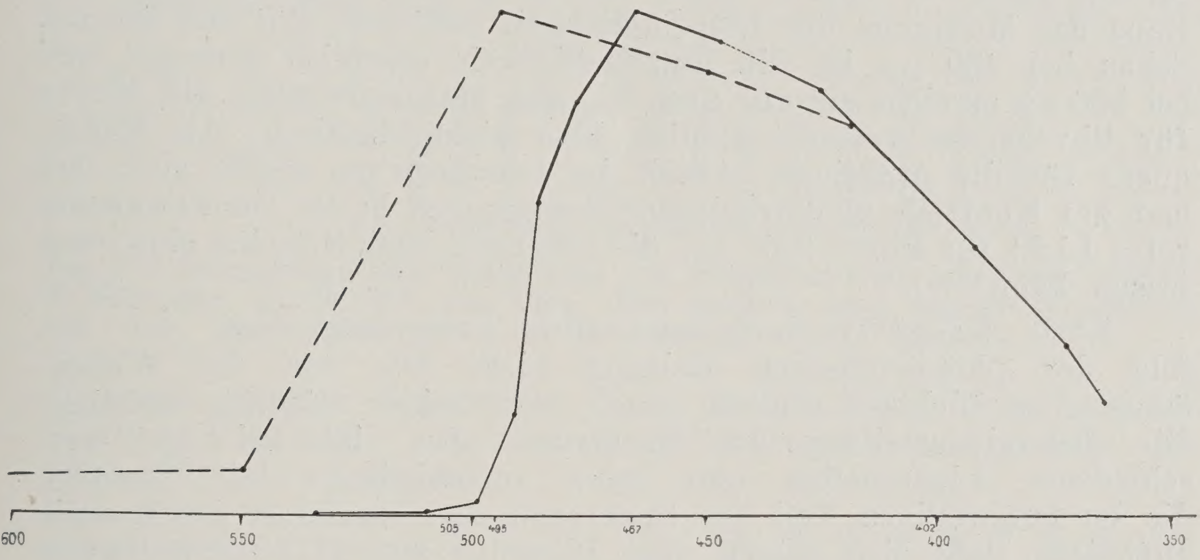


Fig. 110. Die Abszisse stellt die Wellenlängen des Lichtes in μμ dar; die Ordinaten die phototropische Wirkung. Die punktierte Kurve gilt für Phycomyces, die ausgezogene für Avena. Nach BLAAUW.

aus andererseits machen es verständlich, daß frühere Autoren[170]) etwas andere Resultate erzielt hatten. Immerhin wäre es erwünscht, die gleichen Untersuchungen auch an anderen Objekten, denen solche Komplikationen fehlen, durchgeführt zu sehen.

Die bei diesen Versuchen verwendete antagonistische Reizung ist ein Spezialfall der zweiseitigen Reizung. So wie hier die beiden Reize unter 180^0 angreifen, so können sie aber auch unter beliebigen anderen Winkeln wirken. Für Dauerbelichtung ist gezeigt[173a]), daß dann das Resultantengesetz gilt, d. h., daß die Pflanzen sich in der Richtung krümmen, die man aus dem Parallelogramm der Kräfte unter Berücksichtigung der Richtung und der Größe der Kräfte konstruieren kann. Dieser Erfolg macht es wahrscheinlich, daß auch bei kurzdauernder Reizung von Präsentationszeitgröße dieselbe Gesetzmäßigkeit sich wird auf-

---

173a) HAGEM 1911 Bergens Museum Aarbok No. 3. WIESNER 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 235.

finden lassen, so daß auch in dieser Hinsicht dann das Reizmengengesetz gelten dürfte[174]). Daß aber die Feststellung eines solchen Resultats für Dauerlicht die Untersuchung mit kürzeren Reizen nicht überflüssig macht, wird alsbald klar werden.

Wellenlänge des Lichtes. Außer der Intensität, Dauer und Richtung spielt auch die Wellenlänge des Lichtes eine Rolle beim Phototropismus; Blaauw[171]) fand, daß alle sichtbaren Strahlen auch phototropisch wirksam sind, im einzelnen freilich in sehr verschiedenem Maße! Für die Avena-Koleoptile z. B. ergab sich folgendes: Die schwach brechbaren Strahlen bis zum Grün entfalten nur eine sehr geringe Wirkung, kommen also erst nach sehr langer Einwirkung zur Geltung. Die Empfindlichkeit steigt von der Wellenlänge 500 $\mu\mu$ an sehr rasch und erreicht bei 465 $\mu\mu$ (im Indigo) ihr Maximum, um im Violett und Ultraviolett wieder langsam zu fallen. Hess[175]) findet damit übereinstimmend für Kresse und Raps das Maximum der Empfindlichkeit zwischen 475 und 465 $\mu\mu$. Schon bei 430 $\mu\mu$ ist die Empfindlichkeit erheblich geringer, und bei 500 $\mu\mu$ erreicht sie nur noch $^1/_{10}$ des Maximalwertes. Die Kurve für Phycomyces verläuft ähnlich, aber nicht identisch. Als Konsequenz für die praktische Arbeit im Laboratorium ergibt sich, daß man zur Kontrolle phototropischer Bewegungen in der Dunkelkammer rotes Licht für kurze Zeit auf die Pflanzen ohne Schaden einwirken lassen kann[175a]).

Nach Parr[176]) darf man nicht vergessen, daß der Erfolg der phototropischen Reizung nicht nur von der Wellenlänge des Lichtes, sondern auch von seiner Energie abhängt. Die Energieverteilung im Spektrum aber ist bei den verschiedenen Lichtquellen eine ganz verschiedene. Mit Lampen, die im langwelligen Teil des Spektrums das Maximum der Energie aufweisen, läßt sich zeigen, daß Pilobolus auf alle sichtbaren Strahlen reagiert, und daß von rot bis violett eine gradweise Zunahme der Wirkung eintritt, ohne daß ein Maximum oder Minimum dazwischen läge. Wenn die roten Strahlen auch an sich wenig phototropisch wirksam sind, so tritt doch durch ihre relativ hohe Energie eine Steigerung ein, während umgekehrt die an sich hohe Wirkung des violetten Lichtes durch seine geringe relative Energie herabgemindert wird. In andern Lichtarten, wo die maximale phototropische Wirkung ungefähr zusammenfällt mit dem Maximum an Energie, da müssen ganz andere Kurven auftreten, z. B. solche, wie Blaauw und Hess sie gefunden haben.

---

174) Buder 1917 Jahrb. wiss. Bot. 58 105.

Daß das Resultantengesetz in dieser Form, wonach Richtung und Größe maßgebend sein soll, Schwierigkeiten findet, ergibt sich aus folgender Ueberlegung. Wenn man einen Keimling von zwei Seiten beleuchtet (also einen Winkel von 180° zwischen den beiden Richtungen wählt), dann käme es einfach auf die Differenz der beiden Lichtmengen an. Es ist aber sehr wenig wahrscheinlich, daß die gleiche Differenz 2, einmal entstanden bei Reizung im Verhältnis 8 : 10, das andere Mal bei 0 : 2, den gleichen phototropischen Erfolg haben wird. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird vielmehr im ersten Fall eine Abstumpfung (vgl. S. 316) eintreten, der zweite also phototropisch viel wirksamer sein.

175) Hess 1919 Zeitschr. f. Bot. 11 481.

175a) Vgl. aber Zollikofer 1920 Akad. v. Wetensch. Amsterdam S. 551

176) Parr 1918 Annals of Bot. 32 177.

Abhängigkeit der Reaktionsweise von äußeren Faktoren; insbesondere von der Lichtmenge und Lichtintensität.

Wie beim Geotropismus so wächst auch mit Zunahme der Reizmenge die Größe der Krümmung; so hat z. B. Arisz[177]) für Avena die Größe der Krümmung in ihrer Abhängigkeit von der Reizmenge gemessen und hat folgendes gefunden:

Reizmengen in MKS	7,6	12	18	26	45	75	100
Größe der Krümmung	0,7	1	1,6	2,3	3,0	4	5

Die Krümmung, die hier durch den maximalen Abstand der Spitze vom Lot in Millimetern angegeben wird, nimmt also der Reizmenge proportional zu.

Doch diese Proportionalität geht nicht so weiter, sondern mit Zunahme der Energie wird die Krümmung wieder schwächer.

Reizmengen in MKS	100	140	237	560	1500	2800
Größe der Krümmung	5	4,7	5,4	4	3	1,2

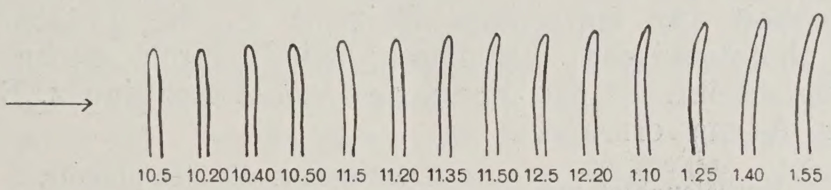


Fig. 111. Beleuchtung einer Spitzenzone von weniger als 1 mm von Avena während 30 Sekunden mit 340 MK. von links. Erst positive, dann negative Krümmung. Nach Arisz. Nach der Beleuchtung auf dem Klinostat.

Bei noch höheren Reizmengen (etwa 10000 MKS) sieht man die positive Krümmung nur schwach auftreten und bald gefolgt von einer negativen Krümmung, die zuerst an der Spitze auftritt und sich von hier aus basal fortpflanzt (Fig. 111). Bei Lichtmengen von 13600 MKS endlich verschwindet die positive Krümmung völlig und es macht sich gleich eine negative Krümmung geltend (Fig. 112).

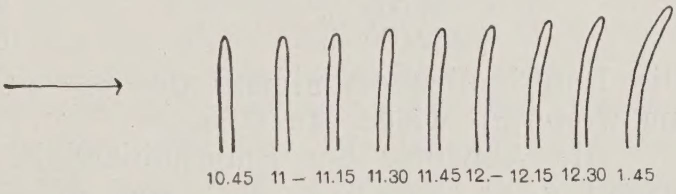


Fig. 112. Negativ phototropische Krümmung eines Avenakeimlings. Nach Arisz. 10h [15] wurden 2 mm der Spitze mit 340 MK. während 40 Sekunden von links her beleuchtet. Sonst wie Fig. 111.

Es ist also unter dem Einfluß des Lichtes eine Aenderung der Reaktionsweise eingetreten (eine sogenannte Umstimmung). Und damit nicht genug, tritt bei noch größerer Reizung auch die negative Krümmung wieder zurück, um von neuem einer positiven Reaktion zu weichen. Nach Arisz gilt auch für die negative Krümmung das Reizmengengesetz, d. h. auch sie soll lediglich durch die Lichtmenge bedingt und ganz unabhängig von der Lichtintensität sein. Doch das trifft für schwache Intensitäten durchaus nicht zu, denn hier werden überhaupt keine negativen Krümmungen beobachtet.

Für das Auftreten einer abermaligen positiven Reaktion gilt zweifellos das Reizmengengesetz nicht; hier spielt die Lichtintensität offenbar eine große Rolle. Auch folgt bei Dauerbeleuchtung

177) Arisz 1915 Rec. trav. bot. néerl. **12** 44. Aehnliche Resultate bei Lundegårdh 1922 zit. S. 178.

mit niederen Intensitäten das positive Stadium sofort dem negativen, während bei hohen Intensitäten die Keimlinge lange Zeit ungekrümmt bleiben (Indifferenzstadium), ehe sie die „zweite“ positive Krümmung geben.

Nach LUNDEGÅRDH[178]) finden sich nur bei ganz geringen Lichtmengen (bis zu 10 MKS) wirklich rein positive Krümmungen; bei höheren Mengen soll stets eine Kombination von positiver und negativer Reaktion auftreten. Diese Annahme von zwei entgegengesetzten Elementarreaktionen reicht aber nicht aus, um auch die zweite positive Reaktion zu erklären.

Ganz andere Vorstellungen über die negative Reaktion hat BREMEKAMP entwickelt; sie können in Kürze nicht referiert werden.

Wie PRINGSHEIM[178a]) gezeigt hat, kann ein Teil der Lichtwirkung, die zu negativer, zu zweiter positiver Krümmung oder zu Indifferenz führt, auch durch allseitig einfallende Beleuchtung ersetzt werden. Man kann also vor oder nach[178b]) der tropistischen Reizung die Keimlinge rotieren lassen und erniedrigt dadurch die Empfindlichkeit für einseitigen Reiz, d. h. die Präsentationszeit für eine phototropische Krümmung wird durch solche allseitige Beleuchtung erhöht. In den Versuchen von ARISZ sind z. B. folgende Werte für Avena ermittelt:

Vorbeleuchtet mit 30 MK Intensität	Lichtmenge, die eine phototr. Reaktion von bestimmter Größe herbeiführt
0 MKS	20 MKS
600 „	200 „
900 „	365 „
1 800 „	800 „
7 200 „	2500 „
27 000 „	1200 „
54 000 „	800 „
432 000 „	600 „

Die Empfindlichkeit nimmt also bis zu einem gewissen Punkt ab, um weiterhin wieder zu steigen.

Die Abnahme der Empfindlichkeit, die sog. Abstumpfung, erfolgt gesetzmäßig, doch sind die Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben [ARISZ, BREMEKAMP, LUNDEGÅRDH[179])] keineswegs zu gleichen Resultaten gekommen. Nach BREMEKAMP ist die Abnahme der Empfindlichkeit direkt der Lichtmenge proportional, wenn diese unter 2000 MKS bleibt und in 2—3 Minuten zugeführt wird. Erfolgt die Zuführung in längerer Zeit, so erfolgt während der Lichtzufuhr schon wieder eine Zunahme der Empfindlichkeit. LUNDEGÅRDH dagegen findet, daß die Empfindlichkeit für einseitigen Reiz mit steigender, allseitig zugeführter Lichtmenge proportional dem Logarithmus dieser Lichtmenge abnimmt. Diese logarithmische Abhängigkeit ist auch anderwärts

178) LUNDEGÅRDH 1922 Arkiv f. Bot. BREMEKAMP 1921. 1922 Proc. Amsterdam. Akademie.

178a) E. PRINGSHEIM Beitr. z. Biologie **9** 459.

178b) Nach BREMEKAMP (1921. 1922 Proc. Amsterd. Akad.) ist es für den Erfolg nicht gleichgültig, ob die allseitige Belichtung der einseitigen vorausgeht oder folgt: negative Krümmungen treten nach allseitiger Vor- und einseitiger Nachbelichtung niemals, bei einseitiger Vor- und allseitiger Nachbelichtung aber sehr wohl auf.

179) BREMEKAMP 1918 Rec. trav. bot. néerl. **15** 123. LUNDEGÅRDH 1922 Arkiv for Botanik.

gefunden und unter dem Namen WEBERsches Gesetz bekannt; von ihm war schon beim Geotropismus die Rede und wird weiter beim Thigmotropismus und der Chemotaxis zu sprechen sein.

Daß ein und dasselbe Organ je nach Umständen positiv oder negativ phototropisch reagieren kann, ist zuerst für Dauerreizung durch N. J. C. MÜLLER bei der Kresse, dann durch BERTHOLD bei gewissen Meeresalgen beobachtet worden[180]); bei schwachem Licht reagieren diese positiv; STAHL hat ähnliches bei Vaucheria gefunden, und OLTMANNS[181]) hat den Reaktionswechsel bei Phycomyces in genauer Weise experimentell verfolgt, indem er diesen Pilz in verschiedener Entfernung von einer elektrischen Bogenlampe wachsen ließ. Schon eine halbe Stunde nach Beginn des Versuches fand er die Sporangienträger in einer Entfernung von 80 cm von der Lichtquelle (bei einer Lichtstärke von 8000 Hefnerkerzen) in positiver Krümmung; in einer Entfernung von 20 bis 30 cm dagegen (Lichtstärke ca. 100 000 Hefnerlampen) waren negative Krümmungen zu verzeichnen. Aus dem Ergebnis dieses Versuches folgt aber mit Notwendigkeit, daß eine gewisse Lichtintensität, die zwischen den eben genannten Intensitäten liegt, keinen phototropischen Effekt haben wird. In der Tat waren in OLTMANNS' Versuch die Fruchtträger, die weiter als 30 cm und näher als 80 cm von der Lampe standen, gerade geblieben. Eine Stunde nach Beginn waren die negativen Krümmungen noch weiter vorgeschritten, aber bei 60—70 cm Entfernung war keine phototropische Reaktion eingetreten.

Wir sehen also, daß das Eintreten einer positiven oder negativen Reaktion nicht durch das Organ bedingt ist, das wir beobachten, sondern durch die Lichtmenge oder die Lichtintensität. Wenn wir auf Grund älterer Beobachtungen oben gewisse Organe positiv, andere negativ phototropisch nannten, so geschah das nur deshalb, weil sie eben unter den üblichen Versuchsbedingungen die betreffende Reaktion aufweisen. Es besteht aber kaum noch ein Zweifel, daß man für jedes Organ Beleuchtungsbedingungen auffinden kann, unter denen es positive, andere, unter denen es negative Krümmungen macht; überall werden auch Uebergänge zwischen diesen Extremen zu finden sein, bei denen ein Widerstreit zwischen positiver und negativer Reaktion erfolgt, wobei dann das Organ äußerlich indifferent erscheint.

Die Versuche OLTMANNS' haben aber noch ein weiteres wichtiges Resultat ergeben. Es ist nämlich die Lichtintensität, die eine bestimmte phototropische Reaktion bewirkt, z. B. eine negative Krümmung, keine ein für alle Male gegebene, sondern sie variiert nach den äußeren Umständen, vor allem wird sie durch die Beleuchtung selbst modifiziert. Ein Phycomyces, der aus dem Dunkeln kommt, kann also bei einer bestimmten Lichtintensität negativ reagieren, bei der ein anderes am Licht lebendes Exemplar sich positiv krümmt. Das Licht beeinflußt also wie bei Avena die „Stimmung", es „stumpft ab".

Aber nicht nur vom Licht, sondern auch von anderen Faktoren, inneren wie äußeren, wird die phototropische Reaktionsweise der

180) N. J. C. MÜLLER 1877 Botan. Unters. Heidelberg 1 57. BERTHOLD 1882 Jahrb. wiss. Bot. 13 569.

181) STAHL 1880 Bot. Ztg. 38 412. OLTMANNS 1897 Flora 83 1.

Pflanze bestimmt. Von inneren Faktoren nennen wir das Alter des Organs. Junge Fruchtträger von Phycomyces sind höher gestimmt als alte; letztere reagieren deshalb leichter negativ. Lange bekannt ist die phototropische Umstimmung bei gewissen Blüten, die in der Jugend positiv phototropisch, nach der Befruchtung dagegen negativ reagieren, z. B. Linaria Cymbalaria[181a]) und manche andere.

Halten wir uns an Tropaeolum. In der Jugend ist der Blütenstiel positiv phototropisch und negativ geotropisch. Das Wachstum kommt in dem Moment, wo die Griffeläste spreizen, zum Stillstand und beginnt nach der Bestäubung von neuem. Jetzt aber bilden sich zwei Wachstumsmaxima aus: eines näher der Blüte, und an dieser Stelle führt der Stiel jetzt durch Lichtmengen, die zuvor positiv phototropisch wirkten negativ phototrophische Krümmungen aus. (Zugleich aber ist der Stiel dorsiventral geworden, so daß er jetzt nastische Bewegungen macht.) Das andere Maximum liegt in größerer Entfernung von der Blüte und reagiert jetzt nur noch auf Schwerereiz. Hier tritt die Umstimmung offenkundig in den Dienst der Pflanze; zur Befruchtungszeit hat die am Licht befindliche Blüte am meisten Aussicht von Insekten besucht zu werden, die Frucht aber wird im Schatten am besten geborgen sein; es ist zu vermuten, doch noch nicht im Detail erwiesen, daß ganz allgemein die phototropischen Bewegungen zweckmäßig sind.

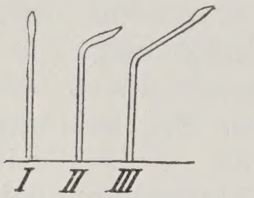


Fig. 113. Setaria viridis Keimlinge. *I* Ein gerader etiolierter Keimling mittleren Alters. *II* Derselbe phototropisch gekrümmt. *III* Derselbe nach längerer einseitiger Beleuchtung. Nach Rothert[182]). Fast nat. Größe.

Reizleitung. Daß der Phototropismus eine komplizierte Reizerscheinung ist, wurde zur Gewißheit, als Darwin[181b]) zeigte, daß in gewissen Fällen die phototropische Bewegung an einer Stelle ausgeführt wird, die von dem Ort, wo das einseitige Licht einwirkt, ziemlich weit entfernt sein kann. Nachdem dann Rothert[182]) Darwins Versuche kritisch wiederholt und erweitert hat, gehört dieses Gebiet zu den genauest studierten in der ganzen Pflanzenphysiologie. Um gleich recht charakteristische Verhältnisse zu bekommen, betrachten wir die Keimlinge von Setaria oder einer anderen Graminee aus der Gruppe der Paniceen, von denen schon S. 275 die Rede war. Der Kotyledon ist von spindelförmiger Gestalt und erreicht seine definitive Länge von 3—6 mm in kurzer Zeit, während das anschließende etwas schlankere Stengelglied, das Hypokotyl, eine größere Wachstumsdauer hat und 5—6 cm lang werden kann. An Keimlingen von einem gewissen Alter ist wenigstens nach Beleuchtung der Kotyledon völlig ausgewachsen, das Hypokotyl noch in starkem Zuwachs begriffen. Während zu Anfang das Wachstum des Hypokotyls in seiner ganzen Ausdehnung erfolgt, finden wir später die Basis fertig ausgebildet und den stärksten Zuwachs unmittelbar unter der Spitze. Beleuchtet man einen der-

181a) Wiesner 1880 Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschriften d. k. k. Akad. Wien **43**. Hansgirg 1890 Ber. Bot. Ges. **8** 353. Neuere Lit. siehe in Anm. 115, bes. Oehlkers 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 65.
181b) Darwin 1881 Bewegungsvermögen (Deutsch von Carus). Stuttgart.
182) Rothert 1894 Cohns Beitr. z. Biologie **7** 1.

artigen Keimling einseitig, so tritt eine scharfe phototropische Krümmung an der Spitze des Hypokotyls auf und rückt allmählich so weit abwärts, als es das Wachstum erlaubt (Fig. 113). Diese Krümmung tritt aber nur dann ein, wenn der *Kotyledon* einseitig beleuchtet ist, mag das Hypokotyl dabei im Licht oder im Dunkeln sich befinden. Verdunkeln wir den Kotyledon und lassen Licht einseitig auf das Hypokotyl fallen, so tritt keine phototropische Bewegung auf. Demnach ist nur der Kotyledon imstande, den phototropischen Reiz aufzunehmen, und nur das Hypokotyl kann die Krümmung ausführen; die Induktion, die das Licht im Kotyledon verursacht, muß also zum Hypokotyl geleitet werden, und nur auf solche zugeleitete Induktion tritt eine Krümmung ein. Wir haben also hier ein ausgesprochenes Organ zur Aufnahme des Lichtreizes, den Kotyledon, und, wie Rothert zeigte, ist die Spitze desselben ganz besonders empfindlich; wir haben andererseits ein räumlich vom Reizaufnahmeorgan getrenntes Bewegungsorgan, das Hypokotyl, und in diesem kann durch direkt einfallendes Licht keine phototropische Krümmung induziert werden. Woran das liegt, wissen wir nicht. jedenfalls darf man nicht glauben, daß dieses Hypokotyl für *Licht überhaupt* unempfindlich wäre. Vielmehr zeigt sich seine Lichtempfindlichkeit in doppelter Weise: einmal wirkt Beleuchtung auf das Wachstum dieses Organs retardierend, zweitens wird die Abstumpfung für phototropische Reizung, von der S. 316 die Rede sein wird, ebenso gut durch Beleuchtung des Hypokotyls wie der Koleoptile erzielt. Es muß also der Erfolg des *einseitigen* Lichteinfalls in der Koleoptile und im Hypokotyl ein verschiedener sein. Wir sahen früher, daß in bezug auf den Geotropismus ganz ähnliche Verhältnisse bei den Paniceen vorliegen. Solche scharfe Trennung zwischen Aufnahmeorgan und Bewegungsorgan ist aber im Pflanzenreich sehr selten und besonders bemerkenswert, weil sie bei den Reizbewegungen der Tiere Regel ist. Sie tritt bei der Pflanze auch erst mit einem gewissen Alter ein; in der *Jugend* ist der Kotyledon zu phototropischer *Krümmung* befähigt.

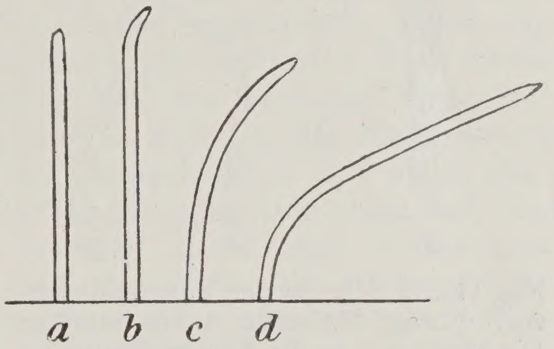


Fig. 114. Phototropische Krümmung bei Avena. Nach Rothert. $1^{1}/_{2}$ der nat. Größe. Aus Detmers Praktikum. *a* bei Beginn des Versuchs, *b* nach $1^{1}/_{2}$ Stunden, *c* nach $3^{1}/_{2}$, *d* nach $9^{1}/_{2}$ Stunden.

Die Keimlinge der übrigen Gramineen verhalten sich etwas anders. Das Hypokotyl wird hier gewöhnlich nicht entwickelt. Der Kotyledon nimmt dafür um so beträchtlichere Dimensionen an. Er reagiert in seiner ganzen *Ausdehnung* auf einseitigen Lichteinfall, aber die Induktion und demgemäß die Krümmung ist am energischsten, wenn die *Spitze* einseitig beleuchtet wird. Diesen Schluß kann man aus mehreren Tatsachen ableiten. Schon der Verlauf der gewöhnlichen phototropischen Krümmung spricht dafür. Betrachten wir diese z. B. bei Avena (Fig. 114), so zeigt sich ihr Beginn unmittelbar unter der Spitze (*b*); nach $3^{1}/_{2}$ Stunden (*c*) hat sie schon das ganze Organ ergriffen; später streckt sich die Spitze (nach mancherlei auch zu Rückkrümmungen führenden Oszil-

lationen. die vermutlich autotropischer Natur sind) wieder gerade, und die Krümmung lokalisiert sich, unter Verminderung des Radius, an der Basis (*d*). Untersucht man nun die Verteilung des Wachstums im Keimling, so zeigt sich das Maximum etwa in einer Entfernung von 5 bis 10 mm von der Spitze, und von diesem Punkt aus tritt nach oben hin eine sehr rapide, nach unten hin eine ganz allmähliche Abnahme ein. Demnach beginnt also die phototropische Krümmung hier nicht in der Zone des stärksten Zuwachses, sondern gerade in einer sehr schwach wachsenden Region, und daraus folgt, daß an der Spitze die Induktion eine größere sein muß als weiter unten, denn bei gleich großer Induktion müßte ja offenbar in der wachsenden Zone die Krümmung zuerst beginnen. Zum gleichen Schluß über die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit kommen wir auch auf anderem Wege. Phototropische Krümmung tritt bei Avena ein, wenn wir den ganzen Kotyledon, oder nur seine Basis, oder nur seine Spitze einseitig beleuchten. Der Effekt ist aber in den drei Fällen nicht identisch; am frappantesten tritt das hervor, wenn wir durch eine geeignete Hülle aus schwarzem Papier, deren Form aus Fig. 115 *I* hervorgeht, dafür sorgen, daß das Licht auf das obere Ende des Keimlings nur von rechts, auf das untere nur von links fällt. Nach $^5/_4$ Stunden haben sich die Teile des Keimlings dem Lichteinfall entsprechend gebogen, das ganze hat **S**-Gestalt. Nach 5 Stunden (Fig. 115 *II*, *III*) aber hat die vom Spitzenteil basalwärts gewanderte Erregung die Linkswendung der Basis aufgehoben oder sogar in Rechtswendung übergeführt; die zugeleitete Induktion ist also stärker als die lokal entstandene. Die Region der Spitze, in welcher die Wirkung des Lichtes so besonders ausgeprägt ist, beschränkt sich auf wenige, höchstens 3 mm.

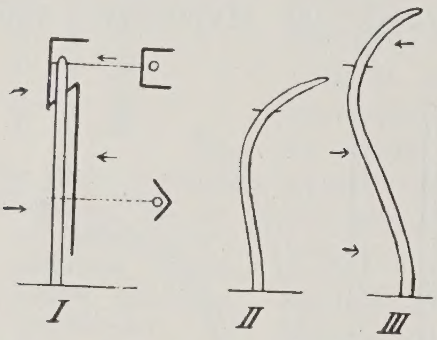


Fig. 115. *I* Schema der Verdunklungsvorrichtung für einen Avenakeimling. Die Pfeile geben die Lichtrichtung an. *II* und *III* Ergebnis des Versuches nach 5 Stunden. Ein horizontaler Strich markiert die Grenze der beiden verschieden gerichteten Lichtwirkungen. *II* Die Rechtskrümmung ist auch auf den Basalteil übergegangen. *III* Der Keimling ist im oberen Ende nach rechts, im unteren nach links gekrümmt. Nach ROTHERT[182]).

Bei Setaria wie bei Avena findet also zweifellos eine Leitung der phototropischen Induktion von der vorwiegend oder ausschließlich empfindlichen Spitze nach der Basis zu statt. In umgekehrter Richtung erfolgt die Leitung jedenfalls sehr viel weniger leicht. Ueber den Prozeß der Reizleitung ist uns nicht allzuviel bekannt. Zunächst wissen wir, daß eine Durchschneidung der Gefäßbündel die Reizleitung nicht hemmt. Sie muß also im Parenchym erfolgen und sie ist an den lebensfähigen Zustand dieses Gewebes gebunden. Zur weiteren Erforschung des Vorganges sind namentlich von FITTING und BOYSEN-JENSEN[183]) Quereinschnitte in die Koleoptile ge-

183) FITTING 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 177. BOYSEN-JENSEN 1911 Oversigt dansk. videnskab. Selskaps Forhandl. VAN DER WOLK 1911 Akad. Amsterdam Proceedings. STARK 1921 Naturw. Monatshefte f. biol. Unterricht **20**. PURDY 1921 Dansk vidensk. Selsk. Biol. Medd. **3** 8.

macht worden, in die Staniolplättchen eingelegt wurden. Während Fitting fand, daß die Reizleitung ebensogut stattfindet, wenn der Einschnitt auf der beleuchteten Seite, wie wenn er auf der Schattenseite angebracht wird, ja daß sogar zwei Einschnitte, von beiden Seiten her in verschiedener Höhe angebracht, den Reiz nicht aufzuhalten vermögen, haben andere Autoren mit der gleichen Methode andere Resultate bekommen, so daß große Unsicherheit herrscht. Dagegen hat eine zweite Methode viel bessere Resultate ergeben. Man kann, wie zuerst Boysen-Jensen gezeigt hat und Paal[184]) durch außerordentlich sorgfältige Versuche bestätigen konnte, die ganze Spitze der Koleoptile abschneiden und sie dann wieder dem Stumpf mit Gelatine aufleimen. In Einzelheiten unterscheiden sich die Manipulationen Boysens von denen Paals, und am besten scheint eine von Stark[185]) eingeführte Technik zu sein; auf solche Details kann indes hier nicht eingegangen werden. Nach diesen Eingriffen erfolgt die Reizleitung noch ganz normal zur Basis hin, sie verlangt also nicht auf dem ganzen Weg lebendes Gewebe. Und selbst wenn in die Schnittfläche eine dünne Scheibe von spanischem Rohr eingelegt wird, die mit Gelatine durchtränkt ist, geht der Reiz durch sie, während Metall oder Glimmerblättchen die Leitung unmöglich machen. Daraus muß man schließen, daß es sich um die Ausbreitung eines Stoffes von der Spitze nach der Basis handelt und nicht etwa um elektrischen Strom. Daß diese Stoffwanderung nicht rein auf dem Wege der Diffusion erfolgen kann, ist klar, denn sonst müßte man eine allseitige Ausbreitung erwarten und nicht die streng lokalisierte Längswanderung. Es müssen also offenbar besondere Einrichtungen in der Koleoptile sein, die diese gradlinige Leitung ermöglichen, die zudem nur basalwärts erfolgt[186]); offenbar spielt dabei der lebende Zustand[187]) der Zelle eine Rolle, denn schon Narkotisieren sowie Erhöhung der Temperatur machte in Fittings Versuchen die Reizleitung unmöglich. Während also auf größere Strecken die Reizleitung nur in der lebenden Substanz erfolgen kann, wird sie auf kurze Strecken offenbar auch durch Gelatine ermöglicht. Vielleicht darf man sich vorstellen, daß zwar die Diffusion beliebig weit auch in Gelatine möglich ist, daß aber die Beschränkung auf die eine Seite schließlich in ihr verloren geht[188]).

Stark konnte zeigen, daß man nicht nur die abgeschnittene Spitze einer Koleoptile, sondern auch die eines anderen Individuums, ja selbst einer anderen Art und Gattung dem Stumpf ansetzen kann, und daß trotzdem eine Reizleitung stattfindet. Im allgemeinen nimmt freilich dann die Ausgiebigkeit der Krümmung ab. Doch kann auch das Gegenteil eintreten. Wenn ein Hordeumstumpf eine Avenaspitze erhält, reagiert er besser als mit einer artgleichen Spitze. Die größere Empfindlichkeit von Avena ist wahrscheinlich mit einer vermehrten

184) Paal 1919 Jahrb. wiss. Bot. 58 406.

185) Stark u. Drechsel 1922 Jahrb. wiss. Bot. 61 339.

186) Guttenberg 1913 Jahrb. wiss. Bot. 52 333 gibt auch eine gewisse Reizleitung nach oben an.

187) Fitting s. Anm. 183.

188) Die Querscheibe aus spanischem Rohr, die in die Gelatine eingelagert wird, dürfte wohl geeignet sein, das geradlinige Fortschreiten des Stoffes zu unterstützen, seine allseitige Ausbreitung durch Diffusion zu verhindern. Brauner (Anm. 189) hat in der phototropisch gereizten Koleoptile eine lebhafte Protoplasmabewegung entdeckt, die auch dahin wirken wird, daß die „phototropischen" Stoffe sich rasch basalwärts fortpflanzen können.

Entstehung der phototropischen Stoffe verbunden, und so wird die Menge desselben hier das reichlich wettmachen, was die „Artfremdheit“ an Schädigung bringt. Stark gelang es übrigens auch, zu zeigen, daß die Uebertragung einer bereits phototropisch gereizten Spitze auf einen ungereizten Stumpf in letzterem eine Krümmung bewirkt.

Ueber die Natur der in Frage kommenden Stoffe kann hier nicht diskutiert werden, auch nicht über ihre Beziehung zu anderen Stoffen, die bei traumatischen Vorgängen und bei Korrelation eine Rolle spielen[189]).

Außer bei den Gramineen hat Rothert noch bei vielen anderen Keimpflanzen, aber auch bei Stengeln und Blättern entwickelter Pflanzen eine ungleiche Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit und im Zusammenhang damit auch Reizleitung nachgewiesen. Wir wollen hier vor allem die Verhältnisse bei den Malvaceenblättern betrachten, deren Verhalten durch Voechting[155]) klargestellt wurde. Wir haben hier eine Spreite, die im allgemeinen keine aktiven Bewegungen macht, und wir haben an sie direkt anschließend ein Gelenk, das durch Turgorschwankungen Krümmungen ausführt, und endlich den Stiel, der Wachstumsbewegungen zeigt. Der Kürze wegen beschränken wir uns auf die Betrachtung der Bewegungen des Gelenkes. Diese können in ihm selbst induziert sein, oder sie können auf eine Erregung folgen, die von der Lamina hergeleitet wird.

Wirkt einseitige Beleuchtung nur auf das Gelenk ein, so benimmt sich dieses ungefähr wie ein positiv phototropischer Stengel, und wenn es sich krümmt, so erteilt es dadurch der Blattlamina eine andere Neigung. Die Blattfläche aber beeinflußt das Gelenk so, daß es sie senkrecht zum einfallenden Licht stellt. Als nun Voechting Gelenk und Blattfläche durch eine geeignete Versuchsanordnung in Antagonismus brachte, zeigte sich, daß das Gelenk viel mehr durch die von der Lamina her übermittelten Impulse dirigiert wird, als durch die direkte Reizung; die letztere wird also durch eine zugeleitete entgegengesetzte Reizung völlig überwunden. — Nach neueren Erfahrungen ist auch bei anderen Pflanzen, z. B. Tropaeolum, Humulus, Begonia etc., die Reizaufnahme der Blattlamina für die Bewegung des Stieles maßgebend; ja bei Begonia pflanzt sich die Reizung von der Blattlamina aus bis in den Stengel fort. — Nicht überall aber ist ein besonderes Organ für die Aufnahme des Lichtreizes ausgebildet, oder findet die Reizaufnahme am Orte der Bewegung weniger intensiv statt als anderswo — es gibt auch Pflanzenteile, die in der Motionszone anscheinend ebensogut Reize aufnehmen wie anderwärts, doch kann auch bei ihnen die phototropische Induktion fortgeleitet werden[182]). Die Geschwindigkeit der phototropischen Leitung läßt sich schwer schätzen, da wir den Beginn und das Ende dieses Prozesses von den anderen Phasen des Reizvorganges nicht trennen können. Immerhin ist diese Geschwindigkeit wenigstens annähernd aus der Angabe von Rothert zu entnehmen, daß bei Brodiaea congesta die phototropische Krümmung in 3 Stunden um 5—6 cm basalwärts fortgeschritten ist. Bei den Gramineen ist die Geschwindigkeit wohl geringer und erfolgt auch die Fortpflanzung nur auf etwa 2—3 cm.

Reizanlaß. Es ist klar, daß nur durch einseitiges Licht

---

189) Paal s. Anm. 184. Brauner 1922 Zeitschr. f. Bot. 14 497.

phototropische Krümmungen veranlaßt werden. Man nennt das Licht das „Reizmittel“, das einseitige Licht den „Reizanlaß“. Daß dabei die nächste Wirkung des einseitigen Lichtes die ungleiche Helligkeit des pflanzlichen Organs an der Lichtseite und Schattenseite sei, hat man früher allgemein als selbstverständlich betrachtet, also angenommen, daß die Krümmung eine Reaktion auf diese ungleiche Lichtverteilung sei. So ließ z. B. DE CANDOLLE die Krümmung dadurch zustande kommen, daß die dunklere Hinterseite sich stärker verlängern müsse, weil sie „etioliere“. — SACHS hat demgegenüber betont, daß auch ganz durchsichtige Objekte, wie Pilzhyphen, Wurzelhaare, phototropisch sein können, und bei diesen falle doch jeder Unterschied in der Helligkeit auf Vorder- und Hinterseite weg. Da nun beim Geotropismus, der ja zweifellos einige Analogien zum Phototropismus aufweist, die Richtung der Schwerkraft die geotropische Krümmung bedingt, so nahm SACHS an, daß es beim Phototropismus ebenfalls auf eine bestimmte Lichtrichtung im Innern eines pflanzlichen Organs ankomme, daß orthotrope Organe bestrebt seien, ihre Längsachse in die Lichtrichtung einzustellen. Bei dieser Annahme blieb man nicht lange und nicht gern, weil immer schwer verständlich war, wie im Innern eines aus Zellen und Interzellularen aufgebauten Organs eine bestimmte Lichtrichtung herrschen sollte. So ist denn auch, nachdem die SACHSsche Theorie durch mancherlei Beobachtungen erschüttert zu sein schien, in der ersten Auflage dieses Buches[190]) die Ansicht vertreten worden, es komme für das Auftreten von phototropischen Krümmungen wahrscheinlich auf die Herstellung von Beleuchtungsdifferenzen an. Dafür sprach vor allem ein von DARWIN[191]) angegebener Versuch. Sein Grundgedanke ist der, einen Keimling in der hinteren Längshälfte durch Bemalen mit Tusche zu verdunkeln, in der vorderen aber von zwei Seiten gleichmäßig zu beleuchten. Der Keimling muß sich dann nach vorn krümmen, wie wenn er aus dieser Richtung Licht erhielte. Leider war dieser Versuch bei DARWIN nicht so exakt ausgeführt worden, wie es wünschenswert gewesen wäre, und deshalb trat er in den folgenden Diskussionen stark zurück und hat erst in neuester Zeit wieder eine große Rolle gespielt (vgl. S. 324). Unter dem Eindruck gewisser Versuche FITTINGS wurde dann in der 2. Auflage[192]) die Theorie von der ungleichen Helligkeit als Reizanlaß verlassen. FITTING hatte die Kotelydonenspitze von Avena längs gespalten, die eine Hälfte ganz verdunkelt und die andere Hälfte zweiseitig beleuchtet. Unter diesen Umständen trat keinerlei phototropische Krümmung auf, weder in der Spitze noch in der (verdunkelten) Basis. Dagegen erfolgt bei einseitigem Lichteinfall auf den halben Kotyledo stets Krümmung im Sinne der Lichtrichtung, und es ist dabei völlig gleichgültig, ob die andere Hälfte verdunkelt oder ganz entfernt worden ist. Auch die verdunkelte Basis krümmt sich in diesem Falle im Sinne des auf die Spitze einfallenden Strahles, einerlei, ob dieser die Außenseite, die Innenseite oder eine Flanke des Kotyledonarteils trifft. Aus diesen Versuchen geht im Zusammenhang mit dem oben bei der Reizleitung Besprochenen jedenfalls mit Evidenz hervor, daß

190) S. 584.
191) DARWIN 1881 Bewegungsvermögen (D. v. CARUS) Stuttgart.
192) 2. Aufl. S. 562. FITTING 1907 Jahrb. wiss. Bot. 44 177.

die Reaktion in der verdunkelten Kotyledonarbasis nicht etwa dadurch zustande kommt, daß von zwei ungleich erregten Teilen der Spitze aus geradlinig abwärts der Konkavseite eine andere Erregung erteilt wird als der Konvexseite.

Heute liegt die Frage wesentlich anders und, wie uns scheint, klarer. Es ist eine ganze Anzahl von Experimenten ausgeführt worden, die schlagend für die Helligkeitstheorie sprechen.

1. Der Darwinsche Versuch ist zuerst von Guttenberg[169]) in exakte Form gebracht worden. Anstatt die Keimlinge mit Tusche zu bemalen, die doch nie lückenlos haftet, bringt man in ihrer un-

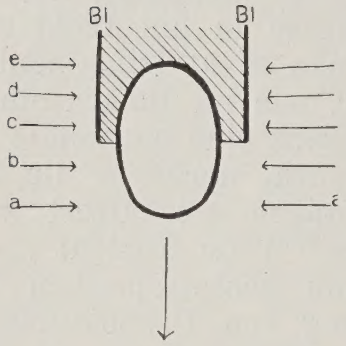


Fig. 116.

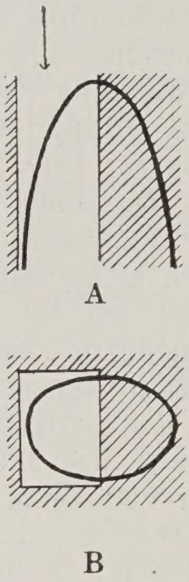


Fig. 117.

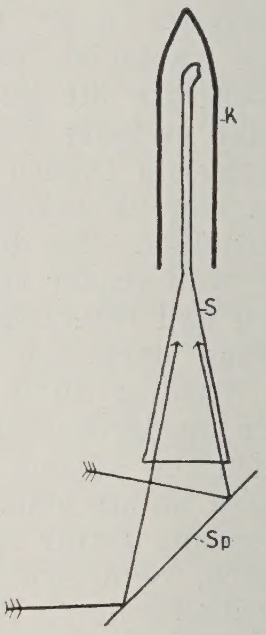


Fig. 118.

Fig. 116. Schema. Die Ellipse stellt den Querschnitt durch eine Koleoptile von Avena vor, auf die von zwei Seiten paralleles Licht einfällt *a—e*. Dieses wird durch zwei Blenden (*Bl*) von der einen Hälfte des Keimlings abgehalten. ↓ Richtung der phototropischen Krümmung.

Fig. 117. Schema für den Buderschen Versuch. Ein Lichtstrahl fällt senkrecht von oben auf die eine Längshälfte der Avena-Koleoptile. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt.

Fig. 118. Schema des Lichtsondenversuches nach Buder. *K* das Ende der hohlen Koleoptile, *S* die Sonde, *Sp* Spiegel Die Pfeile deuten den Gang der Lichtstrahlen an.

mittelbaren Nähe Blenden aus schwarzem Papier an. Wird nun eine Avenapflanze von zwei Seiten gleich stark beleuchtet, während gleichzeitig zwei Blenden dafür sorgen, daß die ganze eine Längshälfte der Koleoptile beschattet wird (Fig. 116), so krümmt sich die Koleoptile senkrecht zum Lichteinfall nach vorne. Ganz einwandfrei erscheint dieser Versuch deshalb nicht, weil offenbar die Strahlen *aa*, die unter spitzem Winkel auf die Koleoptilevorderfläche einfallen, so gebrochen werden, als ob sie schräg von vorn kämen. Nun hat aber Guttenberg den gleichen Versuch auch mit einem vierkantigen Stengel von Coleus gemacht, der so aufgestellt wurde, daß das Licht senkrecht auf zwei Seiten einfiel. Auch hier erfolgte eine Krümmung senkrecht zu den Strahlen nach vorne.

2. Andere Versuche, die beweisen, daß nur die Helligkeitsdifferenz und nicht die Strahlenrichtung maßgebend ist, hat Buder[193]) ausgeführt (Fig. 117). Er hat die Koleoptile von Avena mit einem Bündel von Strahlen senkrecht von oben so beleuchtet, daß die eine Längshälfte erleuchtet war, die andere im Schatten lag; der Erfolg war, daß die beleuchtete Seite zur Konkavseite der Krümmung wurde[194]).

3. Weiter hat Buder in einer abgeschnittenen und in feuchtem Sand steckenden Koleoptile von Avena, aus der das Laubblatt entfernt war, Licht von unten her eingeführt, indem er es in einem sondenförmigen Glasstab, der außen versilbert und somit lichtundurchlässig war, von innen her zur Spitze leitete (Fig. 118). Ganz am Ende war die Sonde umgebogen, so daß das Licht senkrecht zur Längsrichtung austrat und die empfindlichste Spitze von innen traf. Die beleuchtete Seite wird zur Konkavseite, gerade wie wenn sie das Licht von innen erhalten hätte. Die Reaktion fällt durchaus eindeutig, aber freilich nicht sehr stark aus, auch wenn die Sonde nach einiger Zeit entfernt wird, weil eben die Abtrennung der Koleoptile deren Empfindlichkeit stark herabsetzt.

4. Auf einen weiteren Versuch Buders mit Phycomyces wird weiter unter einzugehen sein.

Somit kann kein Zweifel mehr daran bestehen, daß die ungleiche Helligkeit verschiedener Flanken die Ursache der phototropischen Krümmungen orthotroper Organe ist, und es muß der eingangs (S. 323) erwähnte Versuch Fittings entschieden von neuem geprüft werden.

Es fehlt aber auch in neuester Zeit nicht an Autoren, die nach wie vor der Lichtrichtung im Sinne von Sachs eine Bedeutung zusprechen[195]).

Liegt bei orthotropen Organen der Reizanlaß in der ungleichen Beleuchtung zweier Flanken, so ist bei plagiotropen Organen gerade dann die Ruhelage erreicht, wenn zwei Seiten ungleiche Lichtmengen empfangen: Blätter z. B. sind im allgemeinen dann in Ruhelage, wenn die Oberseite sich senkrecht zum Licht gestellt hat, also möglichst viel Licht erhält. Eine Vorstellung über den Reizanlaß in diesem Fall verdanken wir Haberlandt[196]). Bei manchen Blättern tragen die Epidermiszellen kegelförmige Papillen, die nach Art von Sammellinsen das einfallende Licht so brechen, daß ein mittleres Feld der Epidermisinnenwand heller beleuchtet wird als der Rand. Diese Differenz soll nach Haberlandt den phototropischen Reizanlaß geben, derart, daß das Blatt in Ruhelage ist, wenn der Lichtkreis in der Mitte der Zelle sich befindet, und daß

193) Buder 1920 Ber. Bot. Ges. 38 10.

194) Aehnliche Versuche, aber anderes Resultat: Lundegårdh 1922 Arkiv for Botanik 18 No. 3.

Dagegen hat Nienburg (1922 Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland 15 No. 7) eine ganz analoge Lichtwirkung auf Fucuseier untersucht und ist (wie schon früher S. 57 berichtet wurde) zu dem Resultat gekommen, daß auch die Polarität nicht durch Lichtrichtung sondern durch Helligkeitsdifferenzen bedingt wird.

195) Heilbronn 1917 Ber. Bot. Ges. 35 641. Lundegårdh 1922 siehe Anm. 178.

196) Haberlandt 1905 Lichtsinnesorgane d. Laubblätter. Leipzig; Phys. Anatomie 5. Aufl. Leipzig; vgl. ferner Nordhausen 1907 Ber. Bot. Ges. 25 398; 1907 Zeitschr. f. Bot. 9 501. Kniep 1907 Biol. Cbl. 27 97. Werdermann 1922 Beitr. z. allg. Bot. 2 248.

es zu einer Bewegung gereizt wird, wenn der Lichtkreis exzentrisch ist.

Diese Hypothese hat zu großen Diskussionen geführt, die bis heute nicht ganz abgeschlossen sind. KNIEP hat gezeigt, indem er dem Blatt einen Ueberzug von Paraffinöl gab, daß auch dann, wenn in der Mitte der Epidermiszelle nicht das hellste Licht, sondern gerade umgekehrt das geringste herrscht, das Blatt sich ebenso leicht phototropisch einstellt. NORDHAUSEN aber sucht nachzuweisen, daß das Blatt überhaupt ganz ohne Epidermis phototropisch zu reagieren vermag; HABERLANDT und WERDERMANN bekämpfen diese Ansicht lebhaft.

Theorie des phototropischen Reizes. Nach der von DE CANDOLLE vertretenen Anschauung kommt die Krümmung dadurch zustande, daß verschiedene Längsteile der wachsenden Region der Pflanze ungleich stark beleuchtet sind und deshalb verschieden schnell wachsen. Jeder Teil wächst also völlig unabhängig von den anderen, so wie die in ihm herrschende Lichtrichtung es ihm diktiert. Demgegenüber wurde dann später z. B. von NOLL[197]) betont, daß in einem vielzelligen Organ nicht alle Zellen wie Einzelzellen reagieren, sondern daß eine einheitliche Reaktion auftritt, wobei die Zellen harmonisch zusammenwirken. Am schärfsten hat wohl FITTING[198]) diese Ansicht verfochten, der schon eine einheitliche Induktion im reizaufnehmenden Organ annimmt. Das Licht soll das Aufnahmeorgan geradezu polarisieren. Diese Polarisierung soll das Wesentliche bei der phototropischen Reizung sein; das ungleiche Wachstum der antagonistischen Seite ist erst eine Folge davon. Man muß nach ihm unterscheiden zwischen einer photischen Reizung und einer phototropischen Reizung. Das Wesen des Phototropismus läge darin, daß die ungleiche Verteilung des Lichtes oder die ungleiche Verteilung photochemisch entstandener Stoffe zum Reiz wird. Wenn auch für gewöhnlich photische Reizung und phototropische Reizung an den gleichen Organen auftreten, so haben wir doch schon einen Fall kennen gelernt, wo das nicht zutrifft. Der Keimling mancher Paniceen ist in gewissen Entwicklungsstadien nur in der Koleoptile phototropisch empfindlich und der phototropische Reiz kann in das Hypokotyl geleitet werden, das seinerseits auf einseitig einfallendes Licht nicht mit einer Krümmung reagiert: die Koleoptile aber weist wie das Hypokotyl unter dem Einfluß einer gewissen Beleuchtung eine Wachstumshemmung auf. Lichtempfindlich sind also beide; direkt phototropisch empfindlich aber ist nur die Koleoptile.

Diese ganze Auffassung ist nun in den letzten Jahren auf das eifrigste bekämpft worden, und die Theorie des Phototropismus ist damit wieder zu einfacheren Vorstellungen zurückgekehrt. Es war BLAAUW[199]), der zuerst die Entdeckung gemacht hat, daß einzellige Pflanzen, wie Phycomyces, die S. 45 geschilderte Lichtwachstumsreaktion zeigen.

Ein Beispiel: Es wird mit 30 MKS vierseitig gereizt. Das bisher gleichmäßige Wachstum beginnt 4 Minuten nach der Beleuchtung

---

197) NOLL 1888 Arbeiten Bot. Inst. Würzburg **3** 505.
198) FITTING 1903 und 1907 Jahrb. wiss. Bot. **38** 619; **45** 83.
199) BLAAUW 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 641.

in die Höhe zu schnellen (Fig. 119) und erreicht nach 7 Minuten seinen maximalen Wert, um dann langsam zu fallen und das Minimum in etwa 14 Minuten zu erreichen. Läßt man nun die gleiche Lichtmenge (120 MKS) einseitig einwirken, so bemerkt man folgendes: Während die Zelle noch ganz gerade bleibt, tritt in der normalen Zeit die Lichtwachstumsreaktion ein. Zwischen $6^1/_2$ und 9′, also zu einer Zeit, wo die Wachstumsbeschleunigung bei vierseitiger Beleuchtung ihren Höhepunkt erreicht, tritt eine sehr schwache Krümmung ein, die allmählich stärker wird, bis sie nach etwa 21 Minuten stehen bleibt und später zurückgeht. — Um dies zu verstehen, müssen wir auf den Gang der Strahlen in der Zelle achten. Die Zelle ist ein Zylinder und bricht paralleles, senkrecht einfallendes Licht so, daß die Hinterseite erheblich heller wird als die Vorderseite. Dementsprechend muß also die Wachstumsreaktion auf der Rückseite stärker ausfallen als auf der Vorderseite. Die Wachstumsbeschleunigung erreicht an der Rückseite einen größeren Wert, es muß also eine Krümmung nach vorne eintreten. Nimmt nun das Wachstum wieder ab, so bleibt es doch an der Hinterseite noch immer größer als an der Vorderseite, die Krümmung nimmt also zu.

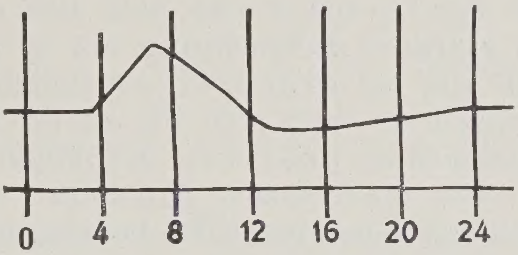


Fig. 119. Phycomyces. Wachstum nach Reizung mit 30 MKS. nach Blaauw. Auf der Abszisse die Zeit in Sekunden.

Daß wirklich die phototropische Krümmung bei Phycomyces sehr wesentlich von der Brechung des Lichtes im zylindrischen Sporangienträger beeinflußt wird, geht aus interessanten Versuchen Buders[200]) hervor, die freilich noch immer nur in einer vorläufigen Mitteilung geschildert sind. Phycomyces ist, wie wir sahen, unter wöhnlichen Bedingungen, wenn die Hinterseite durch Brechung stärker beleuchtet wird als die Vorderseite, positiv phototropisch. Nun brachte Buder den Pilz in Paraffinöl und setzte ihn ebenfalls einseitiger Beleuchtung aus. Der hohe Brechungsexponent dieser Substanz brachte es mit sich, daß nunmehr die Vorderseite heller erleuchtet war als die Rückseite, und nunmehr trat negative Krümmung ein. Das ist zugleich ein weiterer Beweis dafür, daß die Strahlenrichtung ganz gleichgültig für den Erfolg der einseitigen Beleuchtung ist, daß es sich nur um die Helligkeit handelt.

Trifft die Blaauwsche Auffassung zu, so ist der Phototropismus weiter nichts als eine einseitige Beeinflussung der Wachstumsgeschwindigkeit durch photochemische Prozesse, — freilich immer noch eine komplizierte Beeinflussung, immer noch eine echte Reizerscheinung, aber die Komplikation der Annahme eines besonderen phototropischen Reizzustandes fiele weg. Es ist nun zuzugeben, daß bei Phycomyces der Deutung des Tatbestandes durch Blaauw keine ernsten Schwierigkeiten entgegenstehen, so daß, wenn es sich nur um Erklärung dieser handelte, die Blaauwsche Theorie als sehr wahrscheinlich gelten könnte. Tatsächlich aber sollen auch folgende Gruppen von Tatsachen ebenfalls ihre Erklärung durch diese Theorie finden:

---

200) Buder 1918 Ber. Bot. Ges. 36 104.

1. Das Verhalten von Phycomyces bei hohen Lichtintensitäten und langer Beleuchtung, auch dann, wenn eine sog. Umstimmung stattfindet, der Pilz also negativ phototropisch reagiert.

2. Der Phototropismus vielzelliger Organe, vor allem der Sprosse und Wurzeln sowie die Reaktionsänderungen, denen wir auch hier bei Veränderung der Beleuchtung begegnet sind.

3. Die Erscheinungen bei Reizleitung, insbesondere bei den Paniceen, wo die Krümmung im Hypokotyl ausgeführt wird, das selbst nicht phototropisch empfindlich ist.

4. Andere tropistische und nastische Erscheinungen.

1. Phycomyces bei Dauerbelichtung. Bei allseitiger Dauerbelichtung ist die Wachstumsreaktion sehr verschieden je nach der Beleuchtungsstärke. Blaauw[201]) hat für verschiedene Beleuchtungsstärken aus den beobachteten Wachstumsreaktionen berechnet, um wieviel mehr eine beleuchtete Zelle in $^1/_4$, $^1/_2$, 1 und 2 Stunden gewachsen ist, als eine verdunkelte. Bei allen mäßigen Intensitäten von $4 \times {}^1/_8$ bis 4×64 MK hat er gefunden, daß zu jeder Zeit die stärkere Beleuchtung ein größeres Wachstum ergibt. Demnach muß also bei einseitiger Belichtung stets die Rückseite stärker wachsen, es muß also bis zu 64 MK im Laufe von 2 Stunden eine zunehmende positive Krümmung eintreten.

Bei einer hohen Intensität von 4×4000 MK wird nach einer Stunde schon eine eben beginnende, nach 2 Stunden aber eine sehr deutliche Wachstumshemmung gegenüber der verdunkelten Zelle beobachtet; dementsprechend kann bei einseitiger hoher Belichtungsintensität zwar anfangs noch eine positive Krümmung auftreten, aber diese muß später negativer Krümmung Platz machen. Man darf also wohl sagen, daß auch bei Dauerbelichtung und insbesondere bei hoher Intensität derselben die beobachteten Erscheinungen nicht in Widerspruch mit der Blaauwschen Theorie stehen.

2. Sprosse. Helianthus globosus[202]) gibt bei Beleuchtung mit 4×4 MKS bis $4 \times 1\,050\,000$ MKS zunächst stets eine Wachstumsverminderung, die um so tiefer geht und um so länger anhält, je höher die Lichtmenge ist. Nach etwa 1 Stunde folgt dann meist eine geringe Beschleunigung oder wenigstens wird der Dunkelwert wieder erreicht. Man versteht also, daß bei einseitiger Einwirkung solcher Lichtmengen die Vorderseite wenigstens eine Stunde lang schwächer wächst, d. h. also konkav wird. — Bei Dauerbelichtung verhält sich diese Pflanze ähnlich, nur dauert die Wachstumsdepression längere Zeit.

Die Abhängigkeit des Wachstums vom Licht bei Avena[203]) ist zuerst von Vogt und Sierp studiert worden. Neuerdings haben Brauner und Lundegårdh in sehr eingehender Weise diese Pflanze untersucht, während Sande-Bakhuizen theoretische Studien über sie veröffentlicht hat. — Brauner hat einen sehr weitgehenden Parallelismus zwischen Wachstum und Krümmung gefunden und durch graphische Darstellung sehr eindrucksvoll gemacht. Fig. 120

201) Blaauw 1918 Med. v. Landbouwhoogeschool. Wageningen **15**.
202) Blaauw 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 498 u. 514.
203) Vogt 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 193. Sierp 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 113; vgl. auch ebenda **11** 510. Brauner 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 497. Lundegårdh 1922 Arkiv f. Botanik **18** No. 3. Sande-Bakhuizen 1920 Analyse der fototropische Stemmingsverschijnselen. Groningen. Diss.

gibt eine solche Kurve. In der Mitte die Zeit in Minuten; oben die phototropische Krümmung, unten die Wachstumskurve, beide nach Einwirkung von 200 MKS. Ein ganz ähnliches Ergebnis trat bei 50.000 MKS ein, also einer Belichtungsstärke, die die sog. zweite positive Krümmung bewirkt. Dagegen ergaben sich Schwierigkeiten bei Beleuchtungsstärken, die eine negative Krümmung erwarten ließen; die Gründe sind noch dunkel. LUNDEGÅRDH hat unabhängig von BRAUNER ebenfalls das Wachstum einerseits, die Krümmung andererseits in ihrer Abhängigkeit von der Belichtung untersucht. Auch er findet ähnliche Kurven für beide Prozesse, betont aber besonders, daß diese eben nur ähnlich, aber keineswegs identisch sind.

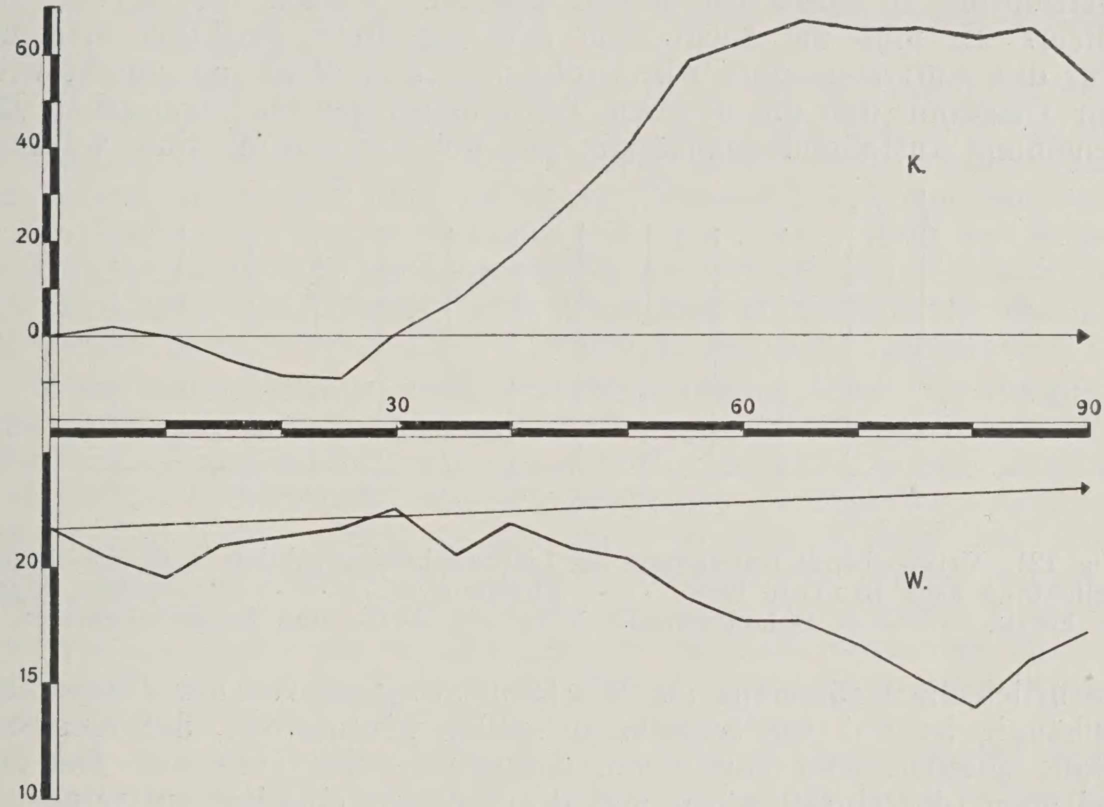


Fig. 120. Wachstum und phototropische Krümmung einer Avena nach BRAUNER. Auf der Abszisse die Zeit in Minuten; die Ordinaten geben die Bewegung in μ an, und zwar in der Krümmungskurve (*K*) den Abstand der Spitze von der Vertikale, in der Wachstumskurve (*W*) den Zuwachs. 200 MKS.

Trotz dieses Mißerfolges wird man zurzeit sagen müssen, daß die Erfahrungen an vielzelligen Sprossen nicht direkt gegen die BLAAUWsche Theorie sprechen.

Wurzeln. Die Wurzeln von Lepidium sativum, Raphanus sativus, Lupinus, Zea und Avena sativa geben nach BLAAUW und RENNER[204]) keinerlei Lichtwachstumsreaktion und sie sind auch völlig aphototropisch. Die Wurzeln von Sinapis alba aber, die negativ phototropisch reagieren, haben eine ganz typische Wachstumsreaktion. Da diese in einer ausgesprochenen Wachstumshemmung besteht, so ist die negative Krümmung nur verständlich durch Lichtbrechung, die ähnlich wie bei Phycomyces an der Wurzelspitze die Rückseite zur stärker beleuchteten macht. Hier dürften neue Untersuchungen nötig sein, denn LINSBAUER und VOUK[205]) haben mit Raphanus sativus

204) BLAAUW siehe Anm. 202. RENNER 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 451.
205) LINSBAUER u. VOUK 1909 Ber. Bot. Ges. **27**. VOUK 1912 Sitzber. Wien. Akad. **121** (I) 523.

andere Erfahrungen gemacht als BLAAUW. Nicht nur fanden sie diese Wurzeln phototropisch, sondern sie konnten sogar nachweisen, daß sie bei geringer Lichtmenge positiv reagieren. Die Verschiedenartigkeit der Lichtwachstumsreaktion bei diesen verschiedenen Objekten ist in Fig. 121 dargestellt.

3. Reizleitung. Es wurde ausgeführt, daß die Reizleitung eine sehr verbreitete Erscheinung ist. Wenn sie in ihren komplizierten Fällen, z. B. bei Laubblättern, zurzeit im Sinne der BLAAUWschen Theorie nicht verstanden werden kann, so wird man daraus keinen Einwand gegen die Theorie entnehmen dürfen. Hier müssen erst weitere Untersuchungen abgewartet werden. Wie aber kann die Reizleitung in einfachen Fällen gedeutet werden, bei Avena vor allem? Es muß am Licht eine photochemische Reaktion erfolgen. Für das Auftreten einer photochemischen Reaktion spricht wohl der Umstand, daß die ersten Teilprozesse der phototropischen Erscheinung auffallend unabhängig von der Temperatur sind, während

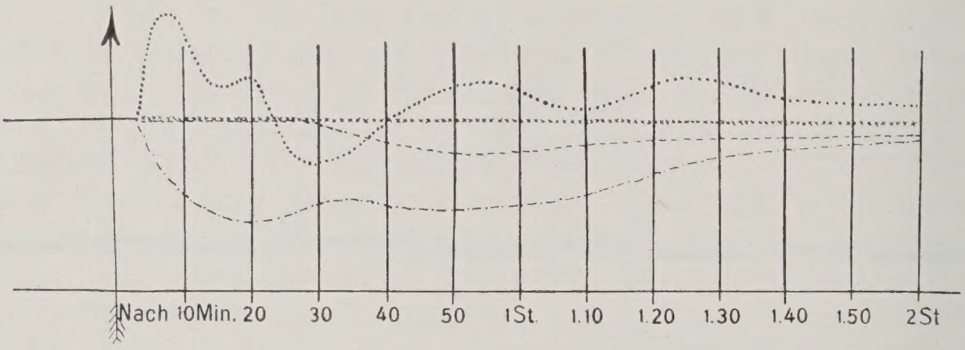


Fig. 121. Vergleichende Darstellung der Lichtwachstumsreaktion in 64 MK Dauerbelichtung nach BLAAUW 1918. ····· Phycomyces, ·—·—·— Helianthus, Hypokotyle, — — — — Sinapiswurzeln, ×××× Avena und Raphanuswurzeln.

natürlich die Krümmung als Wachstumsvorgang von der Temperatur abhängig ist[206]). Am einfachsten stellen wir uns vor, daß eine Substanz entsteht oder eine schon vorhandene sich vermehrt. Bei einseitigem Lichteinfall würde also die Substanz einseitig auftreten und das Wachstum herabsetzen. Sie muß aber auch imstande sein, nach abwärts zu diffundieren, und ihre Diffusion kann außerdem auf der Lichtseite vielleicht auch noch dadurch gefördert werden, daß hier das Licht das Protoplasma permeabler macht[207]). Kommt sie also abwärts von der etwa allein beleuchteten Spitze in die Wachstumsreaktion, so wird sie hier eine einseitige Wachstumsverminderung herbeiführen[208]).

Ist also bei Avena auch die Reizleitung den BLAAUWschen Vorstellungen unterzuordnen, so geht das zurzeit bei den Paniceen noch nicht. Hier müssen eingehende neue Untersuchungen einsetzen, die

206) TH. NYBERGH 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 542. DE VRIES 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 233. BRAUNER s. 203.

207) TRÖNDLE 1918 Züricher Vierteljahrsschr. **63** 187; 1921 Beih. Bot. Cbl. II **38** 3. BRAUNER Anm. 203; vgl. auch SZÜCS 1913 Jahrb. wiss. Bot. **52** 325 Anm.

208) Weitere Gedanken bei BRAUNER. Hier auch eine ähnlich schon von PAAL entwickelte Vorstellung, wonach die Spitze nicht so sehr besonders lichtempfindlich sein soll, sondern sich vor allem durch die Produktion von besonderen Stoffen auszeichnet, die auch ohne phototropische Reizung nach abwärts wandern, aber nach der durch das Licht vermehrten Permeabilität des Plasmas rascher wandern können.

kurzen Bemerkungen BLAAUWS und RENNERS[209]) können nicht genügen.

4. Die Frage, inwieweit bei anderen Tropismen ähnliche Verhältnisse vorliegen wie beim Phototropismus und ob auch bei diesen eine Wachstumsreaktion der primäre Vorgang ist, oder ob hier ein polarer allgemeiner Reizzustand erzeugt wird, aus dem dann das ungleiche Wachstum sich ergibt, kann erst nach Besprechung dieser Erscheinungen untersucht werden. Augenblicklich kann der Phototropismus nur mit dem Geotropismus verglichen werden, und da ergibt sich, wie früher schon berichtet, daß die Verhältnisse in beiden Fällen durchaus nicht gleich liegen. Die geotropischen Krümmungen können nicht so einfach aus einer „Schwerewachstumsreaktion“ verstanden werden.

Es ist nicht zu leugnen, daß die BLAAUWsche Theorie in den letzten Jahren ganz erheblich an Boden gewonnen hat. Wir haben sie dementsprechend mehr in den Vordergrund gestellt, müssen aber zum Schluß sagen, daß doch noch viele Bedenken bestehen und viel zu tun bleibt, um sie zu beweisen[210]). Erfreulich wäre es, wenn der Phototropismus auf einfachere Basis gestellt werden könnte, wenn man nicht mehr die Annahme nötig hätte, daß die Pflanze die Helligkeit zweier Seiten „vergleicht“ und den Unterschied „empfindet“.

Zusammenwirken von Phototropismus und Geotropismus. Fällt auf normal orientierte Pflanzen einseitiges Licht horizontal ein, so stellen sich, wie schon früher bemerkt wurde, manche direkt in die Lichtrichtung ein (Phycomyces, Pilobolus, Vicia sativa), andere (Lepidium, Avena) bilden einen kleinen Winkel mit ihr; wieder andere (Phaseolus, Helianthus) weichen nur wenig von der Vertikalstellung ab. — Wird auf die horizontal liegende Pflanze Licht vertikal von unten her geworfen, so wachsen Avena und Phycomyces senkrecht nach unten; andere bleiben horizontal; wieder andere (Helianthus) krümmen sich unter 45^0 nach oben.

Man hat aus solchen Versuchen den Schluß ziehen wollen, daß die geotropischen Eigenschaften mancher Pflanzen bei gleichzeitig einwirkendem Licht derartig verändert werden, daß der Geotropismus so gut wie ausgeschaltet wird. Die Möglichkeit einer solchen Lichtwirkung liegt ja auch nach dem, was wir über die Reaktionsänderung bei Geo- und Phototropismus gehört haben, sehr nahe. Trotzdem ist dieser Schluß nicht richtig; in den älteren Arbeiten, z. B. denen von NOLL und CZAPEK[210]), ist vielmehr ein Fehler gemacht worden beim Vergleich der Reizwirkung der Schwerkraft mit der des Lichtes. Sorgt man dafür, daß diese einzeln wirklich gleich stark krümmend wirken, wie das GUTTENBERG[211]) durchgeführt hat,

---

209) BLAAUW Anm. 202 S. 186. RENNER 1922 Anm. 204.

210) Gegen die BLAAUWsche Theorie sprachen sich in neuerer Zeit aus LUNDEGÅRDH, GUTTENBERG 1922 siehe Anm. 169; für sie traten ein: SIERP Anm. 203. WALTER 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 673. RENNER Anm. 204. BRAUNER Anm. 203.

210a) NOLL 1892 Heterogene Induktion. Leipzig; CZAPEK 1895 Sitzber. Wien. Akad. **104** I 337.

211) GUTTENBERG 1907 Jahrb. wiss. Bot. **45** 193. Vgl. auch RICHTER 1910 Sitzber. Wien. Akad. **119** I 1051, nach dessen Angaben der Geotropismus in den Versuchen GUTTENBERGS durch die sog. Laboratoriumsluft stark geschwächt sein müßte. Auch die Angaben von NELJUBOW (1911 Ber. Bot. Ges. **29** 97) verdienen eingehende Beachtung.

so ist von einer Veränderung der geotropischen Stimmung durch die phototropische Reizung nichts zu bemerken. Guttenberg konnte für die Avena-Koleoptile zeigen, daß eine relativ sehr schwache Lichtintensität von 0,0475 Hefnerkerzen die Wirkung der Schwerkraft gerade kompensiert. Horizontal liegende Keimlinge, von unten her mit dieser Lichtintensität gereizt, wachsen also horizontal weiter. Stellt man diese Pflanzen senkrecht und läßt das Licht horizontal einfallen, so erfolgt Einstellung unter 45°; auf dem Klinostaten aber stellen sich diese Keimlinge in die Lichtrichtung ein. Eine Abschwächung der Lichtintensität auf 0,004 HK läßt den Geotropismus ganz ungeschwächt allein auftreten, eine Verstärkung auf 0,19 HK verhilft umgekehrt dem Phototropismus zum Sieg.

Andere Pflanzen verhalten sich insofern etwas anders, als bei ihnen höhere, zum Teil erheblich höhere Lichtintensitäten den Geotropismus gerade kompensieren; bei Brassica napus 0,4513 HK, Lepidium sativum 0,5735 HK und Agrostemma Githago 0,8533 HK. Helianthus annuus endlich ist phototropisch so wenig empfindlich, daß er stets aus der horizontalen Lage sich aufkrümmt, wie stark auch die von unten gegenwirkende Lichtquelle sein mochte.

Diese Resultate wurden bei Dauerreizung erhalten. Da die geotropische Reaktion sich etwas rascher entwickelt als die phototropische, bemerkt man freilich anfangs oft andere Lagen als später[212]). Eine wesentlich andere Aufgabe hat sich Sperlich[213]) gestellt, der den Versuch gemacht hat, kurzdauernde geotropische und phototropische Induktionen ins Gleichgewicht zu bringen, also so abzustimmen, daß sie bei antagonistischer Wirkung keine Krümmung herbeiführen. In der Tat konnte er die beiden Impulse so wählen, daß die Pflanzen gerade blieben. Aber merkwürdigerweise konnte er zu einem bestimmten Massenimpuls nicht einen, sondern mehrere kompensierende Lichtmengen auffinden, während dazwischenliegende Lichtmengen nicht kompensieren. Die Deutung dieser Erscheinung dürfte nicht ganz einfach sein[214]).

3. Weitere Tropismen.

Mit der Behandlung von Geo- und Phototropismus sind die Orientierungskrümmungen noch nicht erschöpft, denn es gibt außer Schwerkraft und Licht noch eine ganze Anzahl von Reizen, die zu Richtungsbewegungen führen. Sie sind indes alle noch so wenig genau studiert, daß ihre Darstellung schwierig ist.

I. Thermotropismus[215]).

Von Thermotropismus im weitesten Sinne des Wortes wird man dann sprechen, wenn durch ungleiche Temperatur antagonistischer Flanken Krümmungen zustande kommen, mag diese ungleiche Temperatur nun durch Wärmeleitung oder Strahlung erfolgen. Im Falle der Strahlung glaubten wir früher[216]) hervor-

212) Bremekamp 1918 Rec. trav. bot. néerl. **15** 123; 1921 ebenda **18** 376.
213) Sperlich 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 155.
214) Bremekamp 1921 s. Anm. 212.
215) Bibliographie des Thermotropismus: Christiansen Mitt. des Inst. f. allg. Bot. **3** 27.
216) 3. Aufl. S. 217. Wortmann 1885 Bot. Ztg. **43** 193. Klercker 1891 Oefvers. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm **10** 778.

heben zu müssen, daß da kein prinzipieller Unterschied gegenüber dem Phototropismus vorliegen dürfte. Die Bemerkungen Colllanders in dieser Richtung scheinen uns aber zutreffend und mit ihm werden wir gern heute als phototropisch die Krümmungen bezeichnen, bei denen das Licht bestimmter Wellenlängen zunächst zu photochemischen Reaktionen führt, während bei Thermotropismus die Gesamtmenge des absorbierten Lichtes zunächst die Temperatur erhöht. Ein und derselbe Lichtstrahl kann also gleichzeitig photo- und thermotropisch reizen; im ersteren Falle spricht aber nichts dafür, daß seiner physiologischen Wirkung eine Temperaturerhöhung zugrunde liege. Leider wird es in der Praxis außerordentlich schwer sein, festzustellen, ob photochemische Prozesse oder eine Temperaturerhöhung der maßgebende Erfolg der Temperaturerhöhung sind.

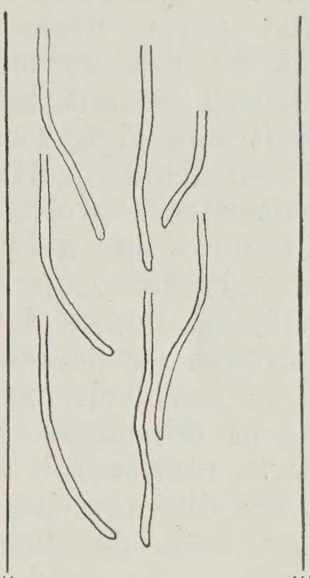


Fig. 122. Wurzeln der Erbse zwischen einer warmen Wand *W* und einer kalten *K*. Abstand von der kalten Wand 7 cm, 28 cm und 38 cm, Temperatur 16° bzw. 30° und 35° C. Thermotropische Krümmungen nach 24 Stunden. Nach Collander.

Am besten studiert sind die thermotropischen Krümmungen bei Wurzeln durch Collander und Sierp.[217]). Nach dem Vorgang von Wortmann bringt Collander zum Nachweis des Thermotropismus die Wurzeln von Keimpflanzen z. B. Pisum sativum in feuchte Sägespäne, die sich zwischen zwei Wassermassen von sehr verschiedener, aber konstanter Temperatur befinden, so daß in ihnen ein Temperaturabfall stattfindet. Nimmt man diesen z. B. zu 6° auf den Zentimeter, so treten an den Wurzeln Krümmungen auf, die je nach der Zeitdauer des Versuches und je nach den Temperaturen verschieden ausfallen. Bei allen Temperaturen, die überhaupt in Betracht kommen, also zwischen 8° und 39° C beginnt verhältnismäßig rasch, oft schon nach 1/2 oder gar schon nach 1/4 Stunde eine negative also eine von der wärmeren Seite abgewandte Krümmung. Sie bleibt bei niederer Temperatur schwach und erreicht auch bei höherer Temperatur Winkel von nur etwa 20°. Schon in der zweiten Stunde geht diese negative Krümmung wieder zurück und es tritt, wenigstens bei Temperaturen, die unterhalb von etwa 25° C bleiben, eine positive Krümmung auf, die erheblich stärker wird als die negative und Winkel von 50—60° ergeben kann. Das Resultat eines Versuches nach 24 Stunden ist in Fig. 122 wiedergegeben. Die Untersuchungen von Sierp weichen nur in Einzelheiten von denen Collanders ab, so daß die Tatsachen sichergestellt sind. Anders steht es mit der Erklärung.

Zunächst hat schon Wortmann gezeigt, daß der Versuch nur in feuchten Sägespänen, nicht aber in feuchter Luft gelingt; er zog daraus den Schluß, daß nur auf zugeleitete, nicht aber auf strahlende Wärme hin die thermotropische Reaktion eintrete. Es frägt sich, ob wirklicher Thermotropismus vorliegt. Daß der Ver-

217) Collander 1919 Oefvers. af Finska Vetensk. Soc. Förhandl. 51 A No. 11; 1921 Ber. Bot. Ges. 39 120. Sierp 1919 Ber. Bot. Ges. 37 502.

such in Wasser nicht gelingt, glaubt man darauf zurückführen zu müssen, daß durch Strömungen die einseitige Erwärmung der Wurzeln verhindert werde. Nun hat aber HOOKER[218]) gezeigt, daß auch in 1,25 % Agar-Gallerte die Krümmungen ausbleiben, obwohl Wachstum und Reizbarkeit zunächst in durchaus ausreichendem Maße erhalten bleiben. Entsprechende Erfahrungen machte SIERP in sehr nassen Sägespänen (Sägemehlbrei). HOOKER zog aus seinem Versuche den Schluß, daß nicht die ungleiche Temperatur der Wurzeln für die Krümmungen verantwortlich zu machen sei, sondern der ungleiche Wassergehalt der Sägespäne; er spricht demnach den Wurzeln einen Hydrotropismus statt eines Thermotropismus zu. COLLANDER hat gegen diese Auffassung manche Bedenken vorgebracht und glaubt die thermotropische Natur der Krümmungen erwiesen zu haben; er hat indes das Agarexperiment HOOKERS nicht wiederholt und gibt, soviel wir sehen, keine Deutung für dessen Ausfall. SIERP lehnt die HOOKERsche Auffassung nicht direkt ab und wünscht mit Recht weitere Untersuchungen, die namentlich genauer die absolute und relative Feuchtigkeit der Luft und das Sättigungsdefizit der Luft im Kulturgefäß zu berücksichtigen hätten. Wir müssen sagen, daß weder für die negative noch für die positive Krümmung der exakte Beweis der thermotropischen Natur vorliegt. Der Nachweis, ob etwa das Reizmengengesetz gilt, ließ sich bisher nicht erbringen. Er wird schon dadurch sehr erschwert, daß eine Präsentationszeit nicht zu bestimmen ist, da nur die positiven, nicht aber die negativen Krümmungen eine Nachwirkung zeigen. Ueber die Größe des Temperaturgefälles aber hat COLLANDER eingehend berichtet. Er fand, daß bei einem Temperaturabfall von 6° auf den Zentimeter die Krümmungen sehr gut eintreten, daß sie auch noch bei 2° deutlich sind, aber bei 1° ganz unsicher werden; danach kann man den Abfall von 2° oder eine Temperaturdifferenz von etwa 0,2° an der mit Vorliebe benutzten Pisumwurzel als Reizschwelle bezeichnen. Bemerkenswert ist noch, daß die Wurzelspitze beim Thermotropismus nicht die Rolle spielt, wie etwa beim Geo- und Hydrotropismus[219]); auch dekapitierte Wurzeln machen noch thermotropische Krümmungen.

Wesentlich anders steht die Sache bei Sprossen. Manche Keimlinge (Avena, Zea, Helianthus u.s.f.) krümmen sich unter gewissen Umständen bei passendem Abstand von einem elektrischen Heizkörper nach diesem hin. Auch nach Einbettung der antagonistischen Seite solcher Keimlinge in Gelatineplatten von verschiedener Temperatur treten entsprechende positive Krümmungen ein. Diese sind alle unabhängig davon, ob die Wärme gestrahlt oder geleitet wird, und sie erfolgen auch unter Umständen, wo eine ungleiche Wasserabgabe ausgeschlossen ist. Bedingung freilich für diese Erfolge ist stets eine ansehnliche Temperatur. Bei Avena bleiben sie bei 25° bestimmt aus und erfolgen bei 35° recht kräftig[220]).

218) HOOKER 1914 Plant World **17** 135.

219) Vgl. S. 273 (Geotr.) u. S. 344 (Hydro).

220) Die Angaben von POHL (1909 Beihefte Bot. Cbl. **24** 111) über Linum sind unsicher und unkritisch. Da sie aber wenigstens teilweise von COLLANDER bestätigt wurden, scheint diese Pflanze sich anders, nämlich komplizierter zu verhalten als die oben erwähnten Keimlinge. — STEYER hat bei gewissen Keimsprossen auch negative thermotropische Krümmungen angegeben, die COLLANDER nicht fand.

Auch bei Sprossen erwachsener Pflanzen ist ein positiver Thermotropismus nachgewiesen; VOECHTING[221]) hat gezeigt, daß die Blütenstiele von Anemone stellata nur deshalb dem Lauf der Sonne folgen, weil sie positiv thermotropisch sind. Daß Phototropismus hier ausgeschlossen ist, ergibt sich ohne weiteres aus dem Umstand, daß diese Bewegungen auch unter einem dunklen Rezipienten fortgesetzt werden, wo sich die Blütenstiele in jedem Moment nach dem von der Sonne am meisten erwärmten Punkt hinkrümmen. Anemone nemorosa[222]) und Tulipa silvestris dürften sich ähnlich verhalten.

Von Pilzen ist bei Phycomyces Thermotropismus an den Sporangienträgern festgestellt[223]).

Wenden wir uns nun zur Deutung der Versuche. Die thermotropischen Krümmungen der Keimsprosse glaubt COLLANDER in sehr einfacher Weise erklären zu können. Die der hohen Temperatur zugekehrte Seite des Sprosses soll durch diese — da das Optimum überschritten ist — mehr im Wachstum gehemmt sein als die andere. Da VAN TIEGHEM[224]), der zuerst auf den Thermotropismus aufmerksam gemacht hat, diese Erklärung vorbrachte, so schlägt COLLANDER vor, solche Krümmungen, die durch verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der verschieden warmen Flanken der Pflanze zustande kommen, als VAN TIEGHEMsche Krümmungen zu bezeichnen. Ganz so sicher scheint uns diese Deutung indes nicht; denn es ist nicht einzusehen, warum solche nicht bei jeder beliebigen Temperaturdifferenz eintreten sollten. Unterhalb des Optimums sind aber die zu erwartenden negativen Krümmungen im allgemeinen durchaus nicht beobachtet worden.

In einzelnen Fällen scheinen sie aber doch einzutreten. So verdanken wir z. B. VOECHTING[225]) eine eingehende Untersuchung über Krümmungen an in Entfaltung begriffenen Knospen von Magnolia. Diese Krümmungen sind negativ und kommen dadurch zustande, daß die besonnte Seite der Knospe stärker wächst als die beschattete. Daß es sich nur um die Wärme, nicht um das Licht handelt, hat VOECHTING evident erwiesen. Aber aller Wahrscheinlichkeit nach haben wir es hier nicht mit einer thermotropischen Reizbewegung zu tun. Man würde auch an anderen Organen, z. B. Früchten, wohl ähnliche Krümmungen erzielen können, wenn man dafür sorgte, daß sie einseitig schneller wachsen.

Ist also bei den Sprossen das letzte Wort über die Natur ihres Thermotropismus noch nicht gesprochen, so gilt das in noch höherem Maße für die Wurzeln. Wenn wirklich die verschiedene Reaktion, wie sie in Fig. 122 dargestellt ist, ausschließlich thermotropischer Natur wäre, dann müßte man sagen, daß hier offenbar eine total andere Erscheinung vorläge als bei den Sprossen. Die

---

221) VOECHTING 1890 Jahrb. wiss. Bot. **21** 285.

222) LUNDEGÅRDH gibt bei Anemone ausdrücklich Phototropismus an, der freilich durch direktes Sonnenlicht bedingt sein soll. Jahrb. wiss. Bot. **57** 80.

223) WORTMANN 1883 Bot. Ztg. **41** 457. STEYER 1901 Reizkrümmungen bei Phycomyces. Diss. Leipzig. GRASER (1919 Beihefte Bot. Cbl.) findet Phycomyces zwischen 9° und 28° C negativ thermotropisch. Bei 28° C macht er bald positive, bald negative Krümmungen; bei höherer Temperatur geht er rasch zugrunde.

224) VAN TIEGHEM 1884 Traité de botanique. Paris.

225) VOECHTING 1888 Ber. Bot. Ges. **6** 167.

Wachstumsverhältnisse der Gegenseiten sind ja gerade umgekehrt, wie man sie nach VAN TIEGHEM erwarten müßte. Es bleibt zu untersuchen, ob etwa eine „Wärmewachstumsreaktion“ [226]) im Sinne der BLAAUWschen Lichtwachstumsreaktion eine Rolle spielt, oder ob hier eine einheitliche Reaktion der ganzen Wachstumszone im Sinne der PFEFFERschen Auffassung des Tropismus vorliegt. Am wahrscheinlichsten will uns freilich dünken, daß die Erscheinungen nur zum Teil oder gar nicht mit der Temperatur zusammenhängen [227]).

II. Elektro- und Galvanotropismus.

An die Wärme schließt sich naturgemäß die Elektrizität an, die sich einerseits in Form von Wellen, durch Strahlung, andererseits durch Leitung ausbreitet. — Wenn auch gerade in neuerer Zeit gezeigt worden ist, daß strahlendes Licht, Wärme und Elektrizität nahe verwandte Energieformen sind, die sich nur durch die Länge bzw. die Schwingungsdauer ihrer Wellen unterscheiden, so darf man daraus doch nicht auf eine gleiche Wirkung bei der Pflanze schließen; denn gerade die Verschiedenheit in der Länge der Wellen, die im Fall des Lichtes verschwindend klein im Verhältnis zur Pflanze sind, dagegen im Fall von Elektrizität den Durchmesser einer Keimpflanze oder eines Phycomyces beträchtlich übertreffen, kann ganz erhebliche Differenzen für den Organismus bedeuten. Wir möchten deshalb auf diesem Gebiete aus der einzigen bis jetzt vorliegenden Experimentaluntersuchung [228]), die bei Phycomyces einen „negativen Elektrotropismus“ konstatierte, noch keine Schlüsse ziehen und lieber ein reichlicheres Beobachtungsmaterial abwarten.

Viel umfassendere Untersuchungen als über die strahlende Elektrizität liegen über die strömende vor. Zuerst hat ELFVING [229]) Krümmungen an Wurzeln beobachtet, wenn galvanische Ströme durch das Wasser geschickt wurden, in das sie eintauchten. Die Krümmungen fielen bald positiv aus, d. h. die Wurzelspitze wandte sich dem positiven Pole zu, bald trat auch eine entgegengesetzte, also negative Krümmung auf. Schien nach den Angaben ELFVINGS die Krümmungsrichtung in erster Linie von der Natur der Pflanze abzuhängen, so konnte BRUNCHORST [230]) zeigen, daß sie von der Stromdichte abhängt, d. h. von dem Verhältnis Stromstärke : Stromquerschnitt. Bei genauerer Untersuchung hat sich dann ergeben, daß die in der Wurzel selbst, nicht die in der umgebenden Flüssigkeit herrschende Stromdichte maßgebend ist [231]). Ein dichter Strom führt zu positiver, ein weniger dichter zu negativer Krümmung, mittlere Stromdichte wirkt nicht krümmend — Auf den ersten Blick scheint hier ein Resultat vorzuliegen, das eine gewisse Aehnlichkeit mit der Veränderung des phototropischen Reizeffektes durch die Lichtstärke hat. Diese Aehnlichkeit ist aber keine tiefere, denn wie BRUNCHORST gezeigt hat, sind die positiven

---

226) Vgl. S. 40.

227) Was PORODKO (1912 Ber. Bot. Ges. **30** 305 und später) als Thermotropismus bezeichnet, dürfte Traumatotropismus sein (vgl. S. 346).

228) HEGLER 1891 Verh. d. Ges. d. Naturf. **108**.

229) ELFVING 1882 Bot. Ztg. **40** 257.

230) BRUNCHORST 1884 Ber. Bot. Ges. **2** 204; 1889 Bergens Museum Aarsber. 1888.

231) ROTHERT 1907 Zeitschr. f. allg. Physiol. **7** 142.

„galvanotropischen" Krümmungen überhaupt keine Reizerscheinungen, sondern sie kommen lediglich dadurch zustande, daß auf der positiven Seite der Wurzel das Wachstum durch den Strom geschädigt wird. Wahrscheinlich sind es die durch den Strom bewirkten chemischen Veränderungen, welche zuerst wachstumshemmend und schließlich tödlich wirken; jedenfalls ist eine Wurzel, die positive Krümmung zeigte, immer nach spätestens 24 Stunden nicht nur einseitig, sondern völlig abgestorben. Die negativen Krümmungen dagegen sind wirkliche Reizerscheinungen und es scheint fast, als ob auch hier das Reizmengengesetz Gültigkeit habe[232]). Jedenfalls können auch Stromdichten, die bei langer Wirkung zu positiver Reaktion führen, bei kurzer Dauer negative Krümmung veranlassen. Von großem Interesse ist die von GASSNER[233]) festgestellte Tatsache, daß beim Galvanotropismus der Wurzel eine ausgeprägte Spitzenperzeption besteht. Es soll hier sogar der Reiz nur in der Spitze wirksam sein, die Wachstumszone soll ganz unempfindlich sein.

Aller Wahrscheinlichkeit nach führt nicht der elektrische Strom selbst, sondern vielmehr eine Folge von ihm zur Reizbewegung. Ob es sich dabei um eine einseitige Verletzung der Wurzelspitze handelt, wie GASSNER meint, oder um einseitige Ansammlung elektrolytischer Zersetzungsprodukte, wie andere Autoren[234]) annehmen, steht noch nicht fest. Im ersteren Fall wäre der Galvanotropismus dem Traumatotropismus (vgl. S. 345), im anderen Fall dem jetzt zu besprechenden Chemotropismus anzugliedern. Beide Annahmen finden in der Lokalisation der Reizbewegung in der Spitze keine Stütze. Auch könnte es sich nicht um die außen an der Wurzel auftretenden Zersetzungsprodukte handeln, da ja, wie bemerkt, nur der durch die Wurzel gehende Strom für den Erfolg von Bedeutung ist. — Nicht unerwähnt darf bleiben, daß ROTHERT, dem wir eine kritische Studie über den Galvanotropismus verdanken, aus Beobachtungen von SCHELLENBERG[235]) auf die Existenz positiver Reizkrümmungen bei ganz geringen Stromdichten schließt.

III. Chemotropismus.

Auch eine ungleiche Verteilung gewisser löslicher Substanzen kann Richtungsbewegungen veranlassen. Man hat sie chemotropische Bewegungen genannt, und sie sind ganz besonders bei Pilzen und Pollenschläuchen bekannt.

Chemotropismus der Pilze. Unter den Pilzen ist Chemotropismus für einige Mucorineen, ferner für Penicillium, Aspergillus und Saprolegnia durch MIYOSHI[236]) festgestellt worden, wo er aber freilich oft auf die Keimstadien beschränkt ist und späterhin nicht mehr auftritt[237]). Zum Nachweis des Chemotropismus verfuhr MIYOSHI

232) BERSA 1922 (Oester. Bot. Zeitschr. **70** 194) Bot. Cbl. N. F. **1** 78.
233) GASSNER 1906 Bot. Ztg. **64** 149.
234) BRUNCHORST 1884 zit. in 230. EWART 1905 Proc. R. Soc. B. **77** 63. BAYLIS 1907 Annals of bot. **21** 387. Nach SZÜCS (Jahrb. wiss. Bot. **52** 327 Anm.) sollen die auftretenden Ionen vor allem Einfluß auf Permeabilität des Protoplasmas nehmen.
235) SCHELLENBERG 1906 Flora **96** 474. ROTHERT 1907 zit. in 231.
236) MIYOSHI 1894 Bot. Ztg. **52** 1.
237) MÜLLER 1922 Beitr. z. allg. Bot. **2** 276.

in der Regel so, daß er Blätter, etwa die von Tradescantia, mit der zu untersuchenden Lösung injizierte und auf der befeuchteten Epidermis die Pilzsporen aussäte. Es diffundierte dann der injizierte Stoff aus den Spaltöffnungen nach außen, und wenn er positiv chemotropisch wirkte, krümmten sich die Pilzfäden in die Spaltöffnungen hinein, während sie z. B. nach Injektion des Blattes mit Wasser unbeeinflußt über die Spaltöffnungen wegwuchsen. Gleiche Resultate erhielt Miyoshi, wenn er die Pilze auf fein durchlochte Glimmerblättchen aussäte, die einer chemotropisch reizenden Gelatineschicht aufgelagert waren. Endlich kamen auch kleine, mit der Lösung gefüllte Kapillaren in Anwendung, die in den Flüssigkeitstropfen einer gewöhnlichen Objektträgerkultur eingeschoben werden konnten und zu einer Diffusion des Reizstoffes in die Flüssigkeit führten. Die Pilzhyphen wuchsen dann in der Richtung des Diffusionsgefälles zur stärkeren Konzentration hin.

Miyoshi untersuchte eine große Menge von Stoffen in verschiedener Konzentration und konnte feststellen, daß einige als gute, andere als mäßige Lockmittel anziehend wirken, während wieder andere niemals zu einer Anziehung, sondern stets zu einer Abstoßung führen, wenn sie überhaupt eine Wirkung ausüben. Solche Repulsionen der Pilzzellen wurden bei Anwendung von freien organischen wie anorganischen Säuren beobachtet; sie wurden ferner erzielt durch Alkalien, Alkohol, gewisse Salze, wie Kalisalpeter, Magnesiumsulfat, weinsaures Kalium und Natrium, auch dann, wenn diese Stoffe in schwacher Konzentration geboten wurden. Von besonderem Interesse ist auch der Nachweis, daß die eigenen Stoffwechselprodukte manche Pilze zu negativ chemotropischen Krümmungen veranlassen[238]. — Daß die guten Lockmittel sich nicht allen untersuchten Pilzen gegenüber gleich erweisen, erscheint begreiflich. Die Schimmelpilze verhalten sich untereinander sehr ähnlich; ihnen gegenüber zeigt die unter wesentlich anderen Bedingungen lebende Saprolegnia beträchtliche Unterschiede. Genauere Untersuchung von solchen Pilzen, die in ihrer Ernährung engbegrenzte Spezialisten sind, wird gewiß noch manche Besonderheiten bezüglich des Chemotropismus kennen lehren. Im allgemeinen sind Ammonverbindungen, Phosphate, Pepton, Asparagin, Zucker gute Lockmittel. Von anorganischen Stoffen wirkt besonders gut Ammoniumphosphat. Zuckerarten, zumal Traubenzucker und Rohrzucker, sind für die Schimmelpilze ein vorzügliches Lockmittel; Saprolegnia aber reagiert weniger darauf. Glyzerin und Gummi arabicum zeigten weder anziehende noch abstoßende Wirkung; ein Zeichen, daß die chemotropische Wirkung nicht nur vom Nährwert der Substanz abhängt. Das geht auch schon aus der repulsiven Wirkung des Kalisalpeters hervor, der doch vielfach Nährstoff ist.

Abgesehen von der spezifischen Wirkung der einzelnen Stoffe, die von ihrer chemischen Konstitution bestimmt wird, kommt aber auch die Konzentration der verwendeten Lösung in Betracht. Mucor stolonifer z. B. reagierte auf eine Zuckerlösung von 0,1 Proz. schon entschieden positiv, deutlicher aber auf eine 2-proz. Lösung. Die Reaktion trat noch besser ein, wenn die Konzentration zunahm; bei 15—30 Proz. wurde sie aber wieder schwach und bei

238) Clark 1902 Bot. Gaz. 33 45. Fulton 1906 ebenda 41 81.

50 Proz. trat eine Repulsionswirkung ein. Es handelt sich also um eine genauere Bestimmung der „Grenzkonzentration“ zwischen positiver und negativer Reaktion und um die Feststellung der niedersten überhaupt noch reizenden Konzentration, also des Schwellenwertes. Die Angaben über repulsive Konzentrationen sind nur spärliche, weil sehr häufig, bevor Repulsion eintreten kann, schon Schädigungen sich geltend machen. Immerhin gibt MIYOSHI[236]) folgende an: Ammoniumphosphat in 10-proz. Lösung bei Saprolegnia, während 5 Proz. noch anziehen; Ammoniumchlorid 3 Proz. bei Saprolegnia (geringere Konzentrationen zweifelhaft); Rohrzucker 50 Proz. bei Schimmelpilzen, 20 Proz. bei Saprolegnia; Traubenzucker 50 Proz. bei Schimmelpilzen, 10 Proz. bei Saprolegnia; Fleischextrakt (der vermutlich vorzugsweise wegen seines Phosphatgehaltes wirkt) 20 Proz. bei Saprolegnia und einigen Schimmelpilzen, aber nicht bei den Mucorineen. Die Schwellenwerte der Attraktion sind oft sehr niedrig, so liegt z. B. der des Fleischextraktes für Saprolegnia bei 0,005 Proz., der des Traubenzuckers für Mucor Mucedo beträgt 0,01 Proz., der des Ammonnitrates für denselben Pilz 0,05 Proz. Neben dem Schwellenwert für einseitige Reizung hat MIYOSHI auch einen solchen bei doppelseitiger, ungleich starker Reizung festgestellt; er hat untersucht, wie groß die Konzentrationsdifferenz sein muß, wenn derselbe Reizstoff von zwei Seiten auf eine Pilzzelle einwirkt. Die Erfahrungen MIYOSHIS auf diesem Gebiet scheinen uns aber nach den Mitteilungen von CLARK und FULTON noch wenig sicher, so daß wir nicht auf sie eingehen.

Worin der erste Akt der Reizung besteht, das wissen wir auch beim Chemotropismus nicht; man wird annehmen müssen, daß der reizende Körper in das Plasma eindringt und dort zu irgendwelchen chemischen Umsetzungen führt[239]). — Eine tropistische Wirkung könnten freilich auch nichteindringende Körper ausüben, dadurch, daß sie den Zellen einseitig Wasser entziehen. In diesem Fall wird aber die Wirkung ganz unabhängig von der chemischen Zusammensetzung des Reizmittels sein und nur von dessen Konzentration abhängen. Man nennt diese Erscheinung Osmotropismus[240]); insbesondere manche Repulsionswirkungen, bei denen stärkere Konzentrationen eine Rolle spielen, dürften osmotropischer Natur sein.

Chemotropismus der Pollenschläuche. Außer bei den Pilzen ist eine ausgezeichnete chemotropische Reizbarkeit noch bei Pollenschläuchen konstatiert[241]), denen gleichzeitig auch negativer Osmotropismus zukommt. Bringt man auf sterile Gelatine eine Samenknospe oder ein Stückchen von der Narbe oder dem Griffel von Scilla patula, sät den Pollen derselben Pflanze auf die Oberfläche der Gelatine und hält das ganze Präparat dunkel und feucht, so sieht man regelmäßig die Pollenschläuche in der Richtung der Gewebestücke wachsen und eventuell in diese eindringen. Der Umstand, daß

239) Die Annahme PORODKOS (Ber. Bot. Ges. **30** 16), daß es sich um Koagulation des Eiweißes durch eindringende Stoffe handelt, kann nur für einzelne Stoffe gelten; ihre Wirkung wird man besser als eine traumatotrope betrachten (vgl. PORODKO ebenda **30** 640).

240) MASSART 1889 Arch. de Biologie (ed. VAN BENEDEN et BAMBEKE) **9** 515.

241) MOLISCH 1889 Sitzungsanzeiger Wien. Akad. MIYOSHI 1894 Flora **78** 76. LIDFORSS 1899 Ber. Bot. Ges. **17** 236; 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 443. TOKUGAWA 1914 Journ. coll. of Sc. Tokyo **35** No. 8.

auch Pilze denselben Weg einschlagen, macht es wahrscheinlich, daß die Anlockung der Pollenschläuche nicht durch ganz besondere Stoffe zustande kommt, sondern etwa durch Zuckerarten oder andere häufig in der Pflanze vorkommende Körper. Da sich nun in der Narbe eine Glukose, in der Samenknospe ein Di- oder Polysaccharid nachweisen läßt, so wird man wohl an Traubenzucker und Rohrzucker in erster Linie denken dürfen. In der Tat konnte Miyoshi[241]) zeigen, daß die Pollenschläuche auf Rohrzucker und andere lösliche Kohlehydrate (Lävulose, Dextrose, Dextrin, Laktose) gut reagieren; die anderen für Pilze wirksam gefundenen Stoffe, ferner außerdem Alkohol, Ammonphosphat, Kalisalpeter, äpfelsaures Natrium erwiesen sich hier aber als indifferent oder repulsiv. Uebrigens darf man auch nicht glauben, daß alle Pollenschläuche nur auf Zuckerarten reagieren. In der Beziehung haben die Beobachtungen von Lidforss die von Miyoshi verbessert und ergänzt; er zeigte nämlich, daß bei Narcissus Tazetta der anlockende Stoff kein Kohlehydrat sein kann, und nach vielen Bemühungen gelang es ihm endlich, in Proteinstoffen das chemotropisch wirksame Agens aufzudecken. Die Spaltungskörper des Eiweißes dagegen erwiesen sich als ganz unwirksam. — Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß in der Natur die Pollenschläuche, durch Ausscheidungen des Leitgewebes und der Samenknospen chemotropisch angelockt, den Weg von der Narbe bis zum Ei finden. Auch bei der Auffindung der Oogonien durch die Antheridien bei manchen Pilzen dürfte Chemotropismus eine Rolle spielen.

Sehr bemerkenswert ist, daß Miyoshi bei einer ganzen Menge von Pflanzen die Sekretion von Rohrzucker aus den Samenanlagen feststellte und die Pollenschläuche auf diesen Stoff reagieren sah; es kann demnach kein Zweifel bestehen, daß die Samenanlagen der einen Pflanze den Pollen ganz fremdartiger anderer Pflanzen anlocken müssen. Das Experiment hat das denn auch in sehr vielen Fällen bestätigt. Wenn also in der Natur ein Eindringen fremden Pollens vermieden ist, so wirken da andere Verhältnisse mit, auf die wir hier nicht eingehen können.

Chemotropismus der Wurzeln. Da wir wissen, daß die Tropismen häufig nützliche Eigenschaften der Pflanze sind, könnte man erwarten, daß die Wurzeln mit Hilfe von chemotropischen Bewegungen die nötigen Nährsalze im Boden aufsuchen. Ein derartiges Resultat haben aber die bisherigen Studien auf diesem Gebiete durchaus nicht ergeben. Indem wir bezüglich der älteren Literatur auf die kritische Darstellung von Porodko[242]) verweisen, berichten wir nun über die Ergebnisse dieses Autors. Er hat zunächst Wurzeln (Helianthus, Lupinus) in Agarplatten wachsen lassen und hat dafür gesorgt, daß diese Platten von einem stationären Diffusionsstrom verschiedener Substanzen durchzogen wurden. Das Bild, das sich ihm bot, war ein recht unregelmäßiges, doch ließen sich bei ausschließlicher Betrachtung der Mehrzahl der Wurzeln folgende Gesetzmäßigkeiten erkennen: wirken Konzentrationen, die bei allseitiger Einwirkung das Wachstum sichtlich hemmen, einseitig ein, so treten positive Krümmungen auf, die somit als „van Tieghemsche“ oder „traumatische“ Krümmungen zu bezeichnen sind. Bei Ver-

---

242) Porodko 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 308.

wendung schwächerer Konzentrationen ergeben die Nichtelektrolyte keine bestimmten Krümmungen, während unter den Elektrolyten die Säuren, Alkalien und die Karbonate eine positive, alle neutralen Salze eine negative Krümmung ergeben. Nur diese negativen Krümmungen werden also als wahre chemotropische Erfolge betrachtet. Sie treten am besten mit zweiwertigen Kationen (unabhängig von der Natur der Anionen) ein, z. B. mit $MgCl_2$. Es zeigte sich nun weiter, daß die negativen Krümmungen nur bei Gegenwart der Wurzelspitze erscheinen, und daß sie auch als Nachwirkung auftreten können; die positiven verhalten sich in beiden Beziehungen umgekehrt. Porodko kommt schließlich zu dem Resultat, daß die Reizwirkungen, die von der Spitze und von der Wachstumszone ausgehen, gerade entgegengesetzt verlaufen; da beide aber nur in der Wachstumszone Krümmungen veranlassen können, so muß es hier zu einem Kampf entgegengesetzter Tendenzen kommen, und so erklärt sich, daß so viele Wurzeln sich anders verhalten als die Mehrzahl. In einer zweiten Serie von Versuchen[243]) hat Porodko deshalb nur die äußerste Spitze von Wurzeln gereizt, die im feuchten Raum wuchsen. Er hat jetzt bei einer Menge von Substanzen sehr häufig die „wahre“ chemotropische negative Krümmung erhalten und bemerkt einen auffallenden Zusammenhang zwischen der eiweißkoagulierenden Wirkung der betreffenden Substanz bzw. Konzentration und ihrer chemotropischen Wirksamkeit. Es fällt auf, daß die verwendeten Stoffe in sehr hoher Konzentration benutzt werden (z. B. HCl 0,1 Grammäquivalent, Na_2SO_4 4,0 Grammäquivalent, $MgSO_4$ 10,0 Grammäquivalent), in Konzentrationen also, die zweifellos zu schweren Schädigungen führen müssen. Aus diesem Grunde glauben wir, daß Porodko hier keinen Chemotropismuß, sondern einen Traumatotropismus untersucht hat. So ist auch ohne weiteres verständlich, daß er das Reizmengengesetz gültig fand, denn offenbar muß das Produkt aus Dauer des Reizes mal Konzentration eine Konstante sein. Schwächere Konzentrationen müssen länger wirken, um die gleiche Schädigung zu erzielen, als starke. Daß starke Erwärmung ähnlichen Einfluß haben muß wie schädigende Chemikalien, wurde schon oben erwähnt.

Aërotropismus. Wir haben bisher nur flüssige bzw. gelöste Körper ihrer chemotropischen Wirkung nach betrachtet; es leuchtet aber ein, daß Gase ebensogut chemotropische Erfolge haben können, da auch sie durch Diffusion sich ausbreiten und auf verschiedenen Seiten eines Pflanzenteils in verschiedener Konzentration vorhanden sein können. Chemotropische Krümmungen durch Gase sind denn auch tatsächlich von Molisch[244]) an Wurzeln, später auch an Pollenschläuchen beobachtet und mit dem besonderen Namen „Aërotropismus“ belegt worden. Die Versuchsanordnung Molischs schloß wohl eine Reizung durch ungleiche Luftfeuchtigkeit (Hydrotropismus, vgl. S. 342) nicht ganz aus[245]), doch ist an der Existenz des Aërotropismus nach den Versuchen von Sammet[246]) nicht zu zweifeln. Dieser Autor hat Wurzeln einerseits in ein Diffusionsgefälle von Gasen gebracht, andererseits hat er

243) Porodko 1912—14 Ber. Bot. Ges. **30** 16; **31** 88 u. 248; **32** 25.
244) Molisch 1884 Sitzungsber. Wien **90** I 111; 1893 ebenda **102** I 423.
245) Bennet 1904 Bot. Gaz. **37** 241.
246) Sammet 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 611.

einseitig Massenströme von Gasen auf sie einwirken lassen. Es ergab sich, daß Wurzeln sowohl auf Sauerstoff, Kohlensäure, Wasserstoff als auch auf Alkohol-, Aether-, Ammoniak- etc. Dämpfe zunächst stets mit positiven Krümmungen reagieren, die aber z. B. bei Kohlensäure allmählich in negative übergehen. MOLISCH sah aërotropische Bewegungen auch nach Entfernung der Wurzelspitze eintreten, und SAMMET hat das bestätigt; demnach müssen wir schließen, daß die Perzeption des Reizes in der Wachstumszone stattfindet. Es hat sich aber gezeigt, daß die Wurzeln aus mehreren Gründen — z. B. wegen ihres alsbald zu besprechenden Hydrotropismus — wenig geeignet zur Untersuchung des Aërotropismus sind. — Deshalb hat W. POLOWZOW[247]) ihre eingehenden Studien über die tropistische Wirkung einseitig einwirkender reiner Gase an Sprossen angestellt. Helianthuskeimlinge reagierten auf schwache Diffusionsströme von CO_2 zuerst positiv, dann — bei längerer Dauer derselben — negativ; dagegen verhielten sie sich gegen stärkere Ströme sofort negativ. Aehnlich wie Helianthus verhielten sich andere Dikotylenkeimlinge, während Gramineen ganz indifferent blieben und Phycomyces fast nur negative Reaktion ergab. Gegen Stickstoff und Wasserstoff war im allgemeinen Indifferenz zu beobachten, und die Untersuchungen über Sauerstoff sind noch nicht abgeschlossen. — So haben wir zurzeit noch kein sicheres Bild vom Aërotropismus, und seine biologische Bedeutung ist auch noch recht problematisch. Bemerkenswert sind aber die Beobachtungen POLOWZOWS, daß eine akropetale Leitung existiert, und daß die Reaktionszeit eine minimale ist.

Aëtrotropische Krümmungen, und zwar positive, sind auch bei Phycomyces[248]) zu beobachten, wenn dieser einseitig von kleinen Mengen der Dämpfe flüchtiger anorganischer und organischer Stoffe berührt wird. Da alle diese Stoffe (wie Kampfer, Harze, doch auch Ozon, Salpetersäure, Jod usf.) in stärkerer Dosis schädigend, ja tötlich wirken, so liegt es nahe, eine „VAN TIEGHEMsche“ Krümmung, ein einseitiges Zurückbleiben im Wachstum zu vermuten. Diese Beobachtungen geben auch den Schlüssel zum Verständnis älterer Beobachtungen von ELFVING, wonach Phycomyces sich zu Eisen, Zink und anderen Metallen hinkrümmt. Diese Erscheinung war zuerst als „physiologische Fernwirkung“, dann als „Hydrotropismus“ gedeutet worden; nach den neuesten Befunden ELFVINGS ist nicht mehr daran zu zweifeln, daß irgendwelche von diesen Metallen absorbierte Stoffe die Ursache für die Krümmungen sind.

IV. Hydrotropismus.

Wir wenden uns zu einer weiteren tropistischen Reizbewegung, die sich in mancher Hinsicht an den Aërotropismus anschließt, zum Hydrotropismus. Wie beim Aërotropismus handelt es sich auch hier um die physiologische Wirkung der ungleichen Verteilung eines Gases, nämlich des Wasserdampfes. SACHS demonstrierte 1872 den Hydrotropismus der Wurzel in einer sehr einfachen Weise[249])

---

247) POLOWZOW 1909 Unters. über Reizerscheinungen bei Pflanzen. Jena.
248) ELFVING 1917 Öfv. af Finska Vet. Soc. Forh. **59** A 18.
249) Eine andere Methode zur Demonstration des Hydrotropismus der Wurzeln bei MOLISCH 1883 Sitzber. Wien **88** I 897.

(Fig. 123). Er überzog einen niedrigen Zylinder aus Zinkblech einseitig mit grobem Tüll, füllte ihn mit feuchten Sägespänen und hing den ganzen Apparat so auf, daß der aus Tüll bestehende Boden einen Winkel von 30—45° mit der Horizontalen bildete. Dann wurden Erbsensamen in dem Apparat ausgesäet, und die Wurzeln derselben traten bald positiv geotropisch wachsend aus den Sägespänen durch die Tüllmaschen heraus in die Luft. ,,Ist diese nun mit Wasserdampf völlig oder beinahe gesättigt, so wachsen die Wurzeln senkrecht in die Luft hinab; ist dies jedoch nicht der Fall, ist die Luft zwar einigermaßen feucht, aber nicht gesättigt, so krümmen sich die aus den Maschen hervortretenden Wurzelspitzen seitwärts, bis sie die Unterseite der Sägespäne wieder erreichen. Nicht selten wachsen sie an der schiefen Fläche angeschmiegt schief abwärts; zuweilen dringt die Wurzelspitze wieder durch die Maschen in die feuchten Sägespäne ein, um aber sofort wieder geotropisch abwärts zu biegen und dasselbe Spiel zu wiederholen; so kann sich eine Wurzel (Fig. 123 *mm*) in die Maschen des Tülls auf- und absteigend förmlich einnähen.“

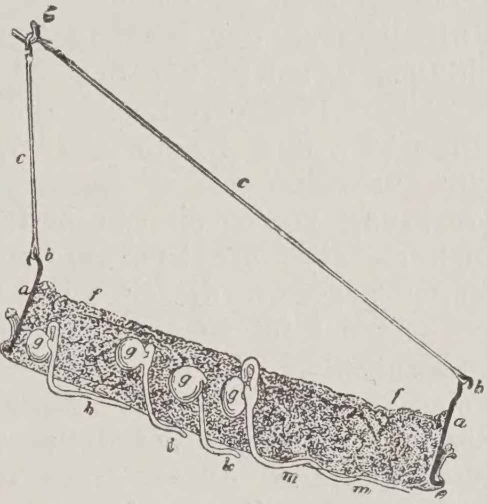


Fig. 123. Hydrotropismus der Wurzeln. Nach SACHS. Aus DETMERS kleinem physiol. Praktikum.

Genauere Kenntnisse über den Hydrotropismus der Wurzel verdanken wir einer Untersuchung von H. D. HOOKER[250]). Er brachte im abgeschlossenen Raum die Wurzel von Lupinus albus in verschiedene Entfernung von einer vertikalen Wand, die mit nassem Filtrierpapier bedeckt war. Mit Hilfe von kleinen Stipahygrometern konnte die relative Feuchtigkeit der Luft an jeder Stelle innerhalb des Raumes annähernd festgestellt werden. Es zeigte sich, daß hydrotropische Krümmungen nur bei einer relativen Feuchtigkeit zwischen 100 und 80 % überhaupt stattfinden, weil unterhalb 80 % relativer Feuchtigkeit die Wurzel überhaupt aufhört zu wachsen. Es ist weiter ein gewisses Gefälle der Feuchtigkeit nötig; am besten gelingen die Versuche, wenn ein Feuchtigkeitsabfall von 0,4 % auf den Zentimeter gegeben ist; doch läßt sich auch bei 0,2 % einerseits, 0,5 % andererseits noch Hydrotropismus nachweisen, nicht aber außerhalb dieser Grenzen. Eine Präsentationszeit und eine Nachwirkung kann nicht beobachtet werden, die Reaktionszeit ist sehr ansehnlich, sie beträgt 6 Stunden. Die Krümmungen sind stets positive. Freilich ist schon lange bekannt [SACHS[251])], daß, wenn man welke Wurzeln einseitig befeuchtet, sie sich von der feuchten Seite wegkrümmen. In diesen Krümmungen darf man aber keinen negativen Hydrotropismus erblicken, sondern nur vermehrte Wasseraufnahme und einseitige Herstellung der Turgeszenz.

Daß der Reiz bei der positiven hydrotropischen Krümmung

250) HOOKER 1915 Annals of Botany **29** 265.
251) SACHS 1873 Arb. bot. Inst. Würzburg **1** 397.

durch die Wurzelspitze aufgenommen wird, hat Molisch[252]) bewiesen. Er umhüllte die Wurzel mit feuchtem, dicht anliegendem Fließpapier, so daß nur die 1 mm lange Spitze herausschaute. Wirkte dann auf diese eine psychrometrische Differenz ein, so trat die positiv hydrotropische Krümmung gerade so ein, wie wenn auch die Wachstumszone ungleichem Wasserdampfgehalt an verschiedenen Seiten ausgesetzt war. Später hat dann Pfeffer[253]) diesen Versuch noch ergänzt, indem er zeigte, daß der Reiz nur in der Spitze aufgenommen wird. Wird die Spitze allseitig feucht gehalten, so tritt keine hydrotropische Krümmung ein, gleichgültig unter welchen psychrometrischen Bedingungen sich die Wachstumszone befinden mag. Da, wie wir sahen, beim Aerotropismus die Wurzelspitze nicht nötig zur Reizaufnahme ist, so würde in dieser Hinsicht ein großer Unterschied zwischen Aerotropismus und Hydrotropismus bestehen.

Wir erwähnen noch, daß der Hydrotropismus nicht auf Wurzeln beschränkt ist. Positiver Hydrotropismus ist z. B. auch bei den Wurzelhaaren der Marchantien und der Farnprothallien, bei Pollenschläuchen sowie bei den Stolonen von Nephrolepis nachgewiesen, negativer Hydrotropismus kommt bei einigen Keimsprossen, z. B. Linum[252]) und Kartoffeln[254]) vor, aber durchaus nicht bei allen; sehr verbreitet ist er dagegen bei den Pilzen (Mucor, Phycomyces, Coprinus). Durch eine besonders hohe hydrotropische Empfindlichkeit zeichnen sich die Sporangienträger von Phycomyces aus[255]). Fast immer reagiert dieser Pilz negativ hydrotropisch, wendet sich also von der feuchten Stelle weg. Wie Walter[256]) zeigte, wird durch Schwankungen in der Luftfeuchtigkeit eine ausgesprochene Wachstumsreaktion erzielt; bei Zunahme der Feuchtigkeit wird das wellenförmig verlaufende Wachstum im allgemeinen gesteigert, bei Abnahme gehemmt. Daß durch diese Wachstumsreaktion die hydrotropischen Krümmungen ihre Erklärung finden können, leuchtet nach den Ausführungen Walters ein.

Man nahm bisher an, daß auch eine eigenartige Erscheinung, die man bei Phycomyces oft beobachtet, dem negativen Hydrotropismus zuzuschreiben sei. Sät man Phycomyces auf einem Stück Brot aus, so bemerkt man, daß die Fruchtträger im Dunkeln nicht genau senkrecht stehen, obwohl sie geotropisch sind; sie bilden vielmehr ein divergierendes Büschel. Jeder einzelne Fruchtträger macht durch seine Transpiration die Luft in seiner unmittelbaren Umgebung feucht, und deshalb krümmen sich die benachbarten Fruchtträger etwas von ihm ab; in der ganzen Kultur muß sich diese gegenseitige Abstoßung eben in der erwähnten Divergenz der Fruchtträger äußern. Elfving[248]) hat schwerwiegende Bedenken gegen diese Auffassung beigebracht. Die von ihm selbst gegebene Erklärung erscheint uns aber auch nicht einleuchtend.

Auch auf dem Klinostaten zeigt Phycomyces ein eigenartiges Verhalten: die Sporangienträger stellen sich senkrecht zur Oberfläche des rotierenden Substrates, gerade als ob von dem Substrat eine

252) Molisch 1883 zit. in 249.
253) Pfeffer nach Rothert 1894 Flora **79** 212.
254) Voechting 1902 Bot. Ztg. **60** 87, vgl. aber Singer 1903 Ber. Bot. Ges. **21** 165.
255) Wortmann 1881 Bot. Ztg. **39** 368.
256) Walter 1921 Zeitschr. f. Bot. **13** 673.

radial wirkende Kraft ausginge; in Wirklichkeit ist die „Substratrichtung“ des Phycomyces auch nur auf den Hydrotropismus zurückzuführen, denn im absolut feuchten Raum verschwindet sie. Dabei ist zu bemerken, daß eine gewöhnliche feuchte Kammer kein absolut feuchter Raum ist und stets noch ein Gefälle in der Konzentration des Wasserdampfes aufweist, das groß genug ist, um Phycomyces zu einer Richtungsbewegung zu veranlassen. Es ist aber auch bei anderen Pflanzen, z. B. bei Lepidium sativum, auf dem Klinostaten eine bestimmte „Substratrichtung“ leicht zu beobachten; wird Lepidium auf einem Torfwürfel kultiviert, so stellen sich die Keimsprosse senkrecht zu den vier Würfelflächen, die der Klinostatenachse parallel sind; an den zwei anderen Flächen aber nehmen sie stets schiefe Stellungen ein, indem sie der Achse ihre Konvexität zuwenden. Diese Stellungen können nicht durch Hydrotropismus erklärt werden, da ein solcher den Keimsprossen von Lepidium abgeht; wahrscheinlich handelt es sich um Phototropismus, der bei den Beleuchtungsverhältnissen, unter denen der Versuch gewöhnlich ausgeführt zu werden pflegt, durchaus nicht ausgeschlossen ist[257]); im Dunkeln verschwindet dementsprechend die bestimmte „Substratrichtung“ völlig.

V. Traumatotropismus.

Der Traumatotropismus ist zuerst von Darwin an Wurzeln gefunden worden[258]). Wird die Spitze einer Wurzel einseitig durch mechanische Einflüsse, chemische Agentien oder durch Hitze geschädigt, so tritt in der Wachstumszone eine Krümmung auf, die das Wurzelende von dem verletzenden Körper wegführt, die also stets negativ ist. Eine, freilich geringere, traumatische Empfindlichkeit besteht auch in der Wachstumszone selbst. Auch bei Hypokotylen sind negativ traumatotropische Reaktionen beobachtet worden, die zum Teil auf Verwundung der Keimblätter erfolgen.

Sehr viel verbreiteter sind aber bei den oberirdischen Organen positive traumatotrope Krümmungen. Solche hat Stark[259]) bei zahllosen Keimsprossen, doch auch an Blattstielen und Stengeln älterer Pflanzen festgestellt, wenn an ihnen Querschnitte, Längskerben, Stiche angebracht, Amputationen von Blatteilen ausgeführt werden; Aetz- und Brandwunden können die mechanischen Eingriffe sehr wirksam ersetzen. Die Krümmungen treten nicht nur in der Nähe der verwundeten Stelle auf, sondern oft in einer Entfernung bis mehr als 10 cm von ihr, und die Leitung des Reizes erfolgt ebensowohl basipetal wie akropetal; sie macht nicht an der Internodiengrenze halt. Werden ausgewachsene Teile verletzt, so kann die Krümmung in einiger Entfernung von ihnen in der wachsenden Region erfolgen. Bei den Gramineen erweist sich, wie beim Kontaktreiz (S. 361), die Koleoptile viel weniger empfindlich als das Hypokotyl; werden beim Avenatypus gleichzeitig Basis und Spitze gleich stark, aber

---

257) Dietz 1888 Unters. bot. Inst. Tübingen **2** 478.

258) Darwin 1881 Bewegungsvermögen d. Pflanzen. (Deutsch von Carus.) Stuttgart. Weitere Lit.: Spalding 1894 Annals Bot. **8** 423. Fitting 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 177. Schütze 1908 Jahrb. wiss. Bot. **48** 379. Sperlich 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 549. Günther 1913 Traumatotropismus der Wurzeln. Diss. Berlin.

259) Stark 1917 Jahrb. wiss. Bot. **57** 461.

antagonistisch gereizt, so greifen die Krümmungen im Sinne der Basis vielfach bis zur Spitze; beim Panicumtypus aber erfolgen unter gleichen Umständen an der Spitze des Hypokotyls zuerst die Krümmungen im Sinne der Reizung der Basis, später an der gleichen Stelle Krümmungen im Sinne der Koleoptilreizung. Wenn man also auf den ersten Blick hatte glauben können, daß es sich bei diesen positiven Krümmungen um einfachere Vorgänge handelt, etwa um eine Wachstumsstörung der verwundeten Seite, so machen es schon die mitgeteilten Erfahrungen über Reizleitung klar, daß wir hier typische Reizerscheinungen vor uns haben. Das wird bestätigt durch die Untersuchung der Wachstumsverhältnisse. Die traumatotropen Krümmungen kommen freilich nicht in einheitlicher Weise zustande; das Wachstum kann (bei starker Reizung) im Mittel vermindert sein, es kann aber auch (bei schwächerer Reizung) im Mittel ganz erheblich beschleunigt werden, womit zweifellos dargetan ist, daß komplizierte Reizerscheinungen vorliegen.

Ueber den Weg der Reizleitung beim Traumatotropismus sind die Akten noch nicht geschlossen. Stark[260]) hat festgestellt, daß der Wundreiz fortschreitet, auch wenn einseitige Einschnitte angebracht und durch eingeschobene Glimmerplättchen eine Diffusion ausgeschlossen ist. Auch über zwei Einschnitte von zwei Seiten her geht der Reiz weg, selbst dann, wenn diese in einer gewissen Entfernung voneinander jeder bis über die Mitte geführt wurden; ob auch in diesem Falle die Einfügung von Glimmerplättchen die Fortpflanzung des Reizes nicht aufhebt, bedarf noch der Klärung. Ueberhaupt stehen diese Erfahrungen im schroffen Gegensatz zu den neueren Ergebnissen bei der phototropischen Reizleitung, und auch beim Traumatotropismus liegen weitere Studien vor, nach denen doch wohl die Reizleitung kaum in etwas anderem bestehen kann als in der Diffusion von Stoffen. Es ist Stark[260]) gelungen, die abgeschnittene Spitze eines Gramineen-Keimlings wieder an die gleiche Pflanze anzusetzen, oder an ein anderes Individuum der gleichen Art oder auch einer fremden Art; in allen Fällen konnte dann festgestellt werden, daß ein durch Höllensteinreizung erzeugter traumatischer Reiz sich über die Schnittfläche weg fortpflanzt und in der Basis eine Krümmung auslöst. Wird aber dem Stumpf einer Koleoptile einseitig auf die Schnittfläche ein beliebiges herausgeschnittenes Gewebestückchen aufgesetzt, so tritt auch unter diesem eine Krümmung ein. Man wird nicht zweifeln können, daß bei der Verwundung entstehende Stoffe, von denen schon S. 133 die Rede war, in der Längsrichtung des Keimlings diffundieren und zu der Einkrümmung führen.

In diesem Sinne kann der Traumatotropismus zweifellos an den Chemotropismus angeschlossen werden. Manche Fälle von Chemotropismus und Thermotropismus mögen weiter nichts sein als Traumatrotropismus, d. h. es mag zur Ausbildung von Absterbestoffen kommen, die dann die tropistische Wirkung haben; es wird uns aber vorläufig nicht gestattet sein, wie Porodko[261]) das tut, Chemotropismus, Thermotropismus und Traumatotropismus ganz generell zu identifizieren.

---

260) Stark 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60**.
261) Porodko 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 16 u. 305.

VI. Rheotropismus.

Etwas besser sind wir über den Rheotropismus orientiert, der von Jönsson[262]) an Wurzeln entdeckt wurde. Besonders findet er sich bei Keimwurzeln, doch ist er nicht auf diese beschränkt. Die betreffenden Wurzeln machen, wenn sie in strömendem Wasser kultiviert werden, eine Krümmung gegen die Richtung der Strömung (positiver Rheotropismus). Newcombe[263]) fand bei Cruciferenwurzeln, die am besten reagieren, die untere Reizschwelle bei einer Wassergeschwindigkeit von 2 cm in der Minute; optimale Erfolge erzielte er durch eine Geschwindigkeit von 100—500 cm; bei etwa 1000 cm treten gewöhnlich negative Krümmungen auf, doch scheinen diese rein mechanisch zustande zu kommen und keine Reizbewegungen zu sein. Aehnliche Zahlenangaben von Juel[264]) liegen für den Mais und Vicia sativa vor; aber der Rheotropismus ist keine Eigenschaft, die allen Wurzeln zukommt, und die individuellen Verschiedenheiten sind nach Angabe aller Autoren recht beträchtliche[265]).

Auch die kontaktempfindlichen Keimlinge (S. 350) sind rheotropisch[266]). Freilich läßt sich im allgemeinen nur durch einseitige Einwirkung eines Wasserstrahles, also bei ziemlich beträchtlicher Geschwindigkeit, ihre rheotropische Empfindlichkeit dartun. Mit der bei Wurzeln üblichen Versuchsmethode untersucht, ergaben nur Vaccaria-Keimlinge ein deutliches positives Resultat. Damit ist jedenfalls erwiesen, daß ein prinzipieller Gegensatz zwischen dem Rheotropismus der Wurzeln und der Keimlinge nicht besteht, und zugleich wird wahrscheinlich, daß der Rheotropismus dem Haptotropismus am nächsten stehen dürfte. Demnach wäre es also der Druck des fließenden Wassers, der zur Krümmung führt[264]). In der Tat zeigten sich gerade die für Druck empfindlichen Wurzeln auch rheotropisch empfindlich [Newcombe[267])], und Wurzeln, die mit einem Kollodiumhäutchen überzogen waren, reagierten ebenso gut rheotropisch wie freie. Das spricht vor allem dagegen, daß man den Rheotropismus dem Hydrotropismus an die Seite stellen könne, auch ist ja betont worden, daß beim Hydrotropismus der Spitze der Wurzel eine besondere Bedeutung zukommt. Juel[264]) aber konnte zeigen, daß auch dekapitierte Wurzeln noch gut rheotropisch reagieren, und Newcombe[267]) sucht wahrscheinlich zu machen, daß der Reiz hier sowohl in der Wachstumszone wie in der Spitze und sogar in älteren Teilen, bis zu einer Entfernung von 15 mm von der Spitze, aufgenommen werden kann. Im letzteren Fall bestände also eine Reizleitung nach der Spitze hin. Die Untersuchungen von Hryniewiecki[268]) haben den Rheotropismus nicht gerade verständlicher gemacht. Es zeigte sich, daß positive Krümmungen in destil-

---

262) Jönsson 1883 Ber. Bot. Ges. **1** 512.
263) Newcombe 1902 Bot. Gaz. **33** 177.
264) Juel 1900 Jahrb. wiss. Bot. **34** 507.
265) Vgl. auch Berg 1899 Lunds Univers. Arsskrift **35**.
266) Stark 1916 Jahrb. wiss. Bot. **57** 239.
267) Newcombe 1902 Annals Bot. **16** 429.
268) Hryniewiecki 1908 Zeitschr. f. Bot. **1** 775. Ob die positiven Krümmungen nach einseitiger Einwirkung von Wasserstaub, die bei einzelnen rheotropisch empfindlichen Wurzeln beobachtet wurden, als Rheotropismus betrachtet werden können, sei dahingestellt.

liertem Wasser und noch besser in verdünnter Säure erzielt werden, während in Knopscher Lösung die Reaktion ganz ausbleibt oder negativ wird; in Alkalien erfolgt keine Krümmung. Offenbar handelt es sich bei diesen Erscheinungen um im einzelnen verschiedene Dinge; denn die Säuren setzen den Zuwachs völlig herab und fördern die Krümmung, während die Alkalien Krümmung und Wachstum hemmen und die Knop-Lösung endlich das Wachstum fördert, aber die Krümmung hemmt.

4. Thigmotropismus.

Thigmotropische oder haptotropische Bewegungen, d. h. Krümmungen, die nach einseitiger Berührung erfolgen, treten uns am auffallendsten bei den Rankenpflanzen[269]) entgegen; denn diese Pflanzen bilden besondere Organe aus, die man eben „Ranken“ nennt und deren einzige Aufgabe es ist, durch solche Krümmungen Stützen zu umfassen. Wie die Windepflanzen entbehren nämlich die Rankenpflanzen der genügenden Festigkeit, um selbständig aufrecht wachsen zu können, und sie benutzen deshalb irgendwelche feste Körper, in der Natur gewöhnlich tote oder lebende Pflanzen, als Stütze. Die Befestigung an der Stütze erfolgt durch Schraubenwindungen der Ranken. Da die Ranken gewöhnlich blattlose Seitenzweige oder spreitenlose Blattenden sind, so wird bei den Rankenpflanzen die Befestigung durch Seitenorgane übernommen, während der Hauptsproß gerade in die Höhe wächst. Schon hierin äußert sich eine auffallende Differenz gegenüber der Mehrzahl der Windepflanzen; es gibt freilich in den Tropen auch Pflanzen mit rankendem Hauptsproß. Wichtiger noch ist ein anderer Unterschied: die windenden Stengel können nur mehr oder weniger lotrecht stehende Stützen von unten nach oben und in einer bestimmten Richtung (rechts oder links) umwinden, während die Ranken auch horizontale Stützen umfassen und ihre Schraubenwindungen ebensogut aufwärts wie abwärts, rechts wie links ausbilden. Das weist auf ganz verschiedene physiologische Befähigungen in den beiden ökologisch verwandten Gruppen hin. In der Tat werden wir im folgenden diese Vermutung durchaus bestätigt finden.

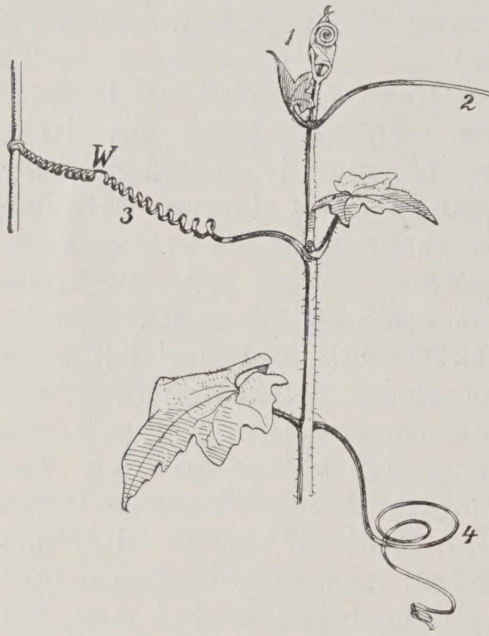


Fig. 124. Sproßende von Bryonia dioeca mit Ranken. *1* Jugendstadium, eingerollt. *2* Stadium der Reizbarkeit. *3* Nach Erfassen einer Stütze. *4* Alterseinrollung.

---

269) Darwin 1876 Die Bewegungen und Lebensweise kletternder Pflanzen (Carus). Stuttgart. Pfeffer 1885 Unters. Tübingen **1** 483. Fitting 1903 Jahrb. wiss. Bot. **38** 545; **39** 424.

Gehen wir von den typischen Ranken aus, wie wir sie z. B. bei den Leguminosen, Cucurbitaceen oder den Passifloraceen finden, so sind das lange, schlanke, biegsame Gebilde. Sie stehen bei Passiflora einzeln in den Blattachseln, sind also blattlose Achselsprosse; bei den Cucurbitaceen[270]) sind sie im einfachsten Fall umgewandelte Vorblätter, doch können auch die Achselsprosse solcher sich als Ranken ausbilden, und so stehen dann mehrere Ranken auf gemeinsamem Träger neben einem Laubblatt; bei den Leguminosen pflegt ein Teil der Fiederblättchen am Ende des Blattes, zuweilen aber auch alle, in Ranken umgewandelt zu werden. Der Querschnitt der Ranke ist manchmal kreisförmig, vielfach aber weicht er auch von der Kreisform ab und ist abgeplattet. Gewöhnlich weist schon die anatomische Untersuchung[271]) eine deutliche Dorsiventralität nach: man unterscheidet Ober- und Unterseite, rechte und linke Flanke. Aber auch wenn die anatomische Struktur radiär ist, muß man aus anderen Gründen auf Dorsiventralität schließen. Sehr häufig sind die Ranken, wenn sie aus der Knospe treten, zu einer Spirale eingerollt; die „Unterseite" ist dann stets konvex. Alsbald fangen sie sehr lebhaft an zu wachsen und erreichen unter Geradestreckung in wenigen Tagen ihre definitive Länge. In dieser Zeit machen sie eigenartige Bewegungen, sogenannte rotierende Nutationen durch, die an die kreisende Bewegung der Schlingpflanzen erinnern. Es war schon S. 302 von ihnen die Rede; hier sei nur erwähnt, daß die Ranke dadurch, daß eine Kante stärker wächst als die anderen, schwach gebogen wird, und daß sie dann, weil das stärkere Wachstum sukzessive fortschreitend immer neue Kanten erfaßt, ungefähr einen Kegelmantel beschreibt. Anfangs ist die Achse des Kegels steil aufwärts gerichtet, allmählich senkt sie sich tiefer und tiefer bis weit unter die Horizontale, und in dieser Lage hören endlich die revolutiven Nutationen auf. Das Wachstum, das sich in dieser Zeit vollzieht, ist ein sehr ansehnliches, denn die ganze Ranke kann sich bei geeigneten Bedingungen in einem Tag um 50—90 Proz. verlängern, und in einzelnen Zonen übersteigt die Verlängerung sogar 100 Proz. Das Wachstum ist interkalar; es tritt keine Verlängerung an der Spitze mehr auf. Es ist am intensivsten in der unteren Rankenhälfte und dauert hier auch länger an als weiter oben. Nach etwa 3—5 Tagen scheint die Ranke ausgewachsen zu sein; genauere Messungen zeigen aber, daß sie sich doch noch schwach, nämlich um 0,5—2 Proz. in 24 Stunden verlängert. Hat dieses schwache Wachstum einige Tage gedauert, so tritt von neuem ein verstärktes Wachstum ein, das aber niemals die hohen Werte von früher erreicht, und das auch stets ein ungleichseitiges ist; die Oberseite der Ranke wächst stärker, die Ranke rollt sich zu einer Spirale oder zu einer Schraube ein, deren Konkavseite dementsprechend die Unterseite wird. Diese Einrollung beginnt in der Regel in der Mitte oder im unteren Teil der Ranke und schreitet dann nach der Spitze vor.

Die spezifische Reizbarkeit der Ranken, die Fähigkeit, eine Stütze zu umschlingen, beginnt erst, wenn sie etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ ihrer definitiven Länge erreicht haben, und sie läßt sich noch nachweisen,

270) Bezüglich der Morphologie der Cucurbitaceenranken vgl. GOEBEL, Organographie 2. Aufl. S. 1414; Flora 1921 **14** 306.

271) Vgl. O. MÜLLER 1887 COHNS Beitr. z. Biol. **4** 97.

während die spontane Einkrümmung erfolgt; sie hört aber auf, wenn die Ranke ganz ausgewachsen ist. Wollen wir verstehen, wie die Umschlingung der Stütze durch die Ranke zustande kommt, so müssen wir zuvor die Einkrümmungen studieren, die an der Ranke durch eine vorübergehende, kurze Berührung mit einem festen Körper eintreten. Wird z. B. die Ranke von Passiflora oder von Cyclanthera pedata mit einem Stückchen Holz oder mit einem Pinsel auf der Unterseite einmal gerieben, so erfolgt schon nach wenigen Minuten, ja unter Umständen schon nach einigen Sekunden (Cyclanthera 5—7 Sekunden, Passiflora und Sicyos 25—30 Sekunden), eine starke Einkrümmung, ein Konkavwerden der berührten Unterseite, das so rasch fortschreitet, daß es oft bequem mit dem Auge verfolgt werden kann. Eventuell schon nach 30 Sekunden, bei langsamer reagierenden Ranken natürlich erst später, ist diese Krümmung beendet, und bald darauf sieht man sie wieder flacher werden und schließlich ganz verschwinden; stets erfordert die Ausgleichung der Krümmung viel mehr Zeit als ihre Bildung.

Für den Erfolg ist es nicht gleichgültig, an welcher Stelle der Ranke die Berührung ausgeführt wird. Bleiben wir zunächst bei der Unterseite, so zeigt sich diese nicht in ihrer ganzen Ausdehnung gleich empfindlich. Bei gleich starker Reizung erfolgt auf Berührung im oberen Drittel der Ranke die Bewegung viel rascher als in der Mitte; und an der Basis, wo das Wachstum am stärksten ist, bleibt jeder sichtbare Erfolg einer Reizung aus. An den Flanken nimmt die Empfindlichkeit ebenfalls von der Spitze nach der Basis zu ab, sie ist hier aber überhaupt geringer als an der Unterseite; auch an den Flanken wird die gereizte Stelle stets zur Konkavseite, ihre Krümmung wird aber bei gleichstarker Reizung geringer, und sie erfolgt langsamer als an der Unterseite. Wird endlich die Oberseite gereizt, so erfolgt meistens gar keine Krümmung. Dies trifft aber nicht bei allen Ranken zu; vielmehr krümmen sich die Ranken von Cobaea scandens, Eccremocarpus scaber, Cissus discolor etc. bei Berührung der Dorsalseite ebenso intensiv, wie bei Reizung der Ventralseite; daß aber auch sie in anderer Hinsicht dorsiventral sich verhalten, werden wir später noch erfahren. Man hat nun mit Darwin[269]) die Ranken der zuletzt genannten Pflanzen als „allseits empfindliche" bezeichnet und ihnen die anderen als „einseits empfindliche" gegenübergestellt. Wir verdanken aber Fitting[269]) den Nachweis, daß auch die Dorsalseite der „einseits empfindlichen" einen Berührungsreiz aufnimmt, wenn sie auch nicht mit einer Krümmung antwortet. Die Tatsachen, aus denen Fitting diesen Schluß ziehen konnte, sind die folgenden: Wird eine beliebige Ranke an einer reagierenden Seite nur auf eine kurze Entfernung hin mit dem Holzstäbchen gestrichen, so erfolgt die Einkrümmung nur an der gereizten Stelle selbst und pflanzt sich von ihr aus beiderseits um 2—5 mm fort. Reizt man also an zwei Stellen, die etwa $1^1/_2$—2 cm voneinander entfernt sind, so erhält man zwei Einkrümmungen, die durch eine gerade Zone getrennt sind. Reizt man die ganze Seite von der Basis bis zur Spitze, so rollt sich die Ranke, an der Spitze beginnend, zu einer Spirale auf. Wird nun aber bei den „allseits empfindlichen" Ranken eine Seite gereizt und gleichzeitig oder kurz nachher auch die Gegenseite, so bleibt jeder Krümmungserfolg aus, wenn die Reize beiderseits mit derselben Intensität ein-

wirkten. Macht man den gleichen Versuch mit einer „einseits empfindlichen“ Ranke, reizt man also die Unterseite und die Oberseite, so sollte man erwarten, daß dieselbe Reaktion einträte, wie wenn die Unterseite allein gereizt worden wäre. Das ist aber durchaus nicht der Fall; vielmehr bleibt die Ranke gerade. Wird auf der Oberseite eine kleine Strecke und gleichzeitig etwa die ganze Unterseite gereizt, so zeigt sich eine Einkrümmung nur an den Teilen der Unterseite, die ungereizten Teilen der Oberseite gegenüberliegen. Die Empfindlichkeit für Berührung ist somit auf der Oberseite ebenso groß, wie auf der Unterseite; ein Unterschied zwischen beiden besteht nur in der Beziehung, daß eben auf die Reizung der Unterseite eine Krümmung eintritt, während eine Reizung der Oberseite je nach Umständen gar keinen sichtbaren Erfolg, oder die Verhinderung der Krümmung auf der Unterseite herbeiführt. Wir müssen also mit Fitting die Ranken einteilen in „allseits haptotropisch empfindliche“ und „nicht allseits haptotropisch empfindliche“.

Wir versuchen nun, die Reizbewegungen der Kranken näher zu analysieren, und fragen zunächst nach dem Reizanlaß. Schon Darwin hat darüber einige Angaben gemacht. Er nahm offenbar an, die Ranken reagierten auf einen bestimmten Druck, und er setzte deshalb leichte Drähte, Fäden etc. unter möglichster Vermeidung von Stößen den krümmungsfähigen Teilen der Ranke auf. Er erzielte bei Passiflora durch einen Platindraht von 1,23 mg oder ein Stückchen baumwollenen Fadens von 2,02 mg schon Einkrümmungen, während bei den Ranken anderer Pflanzen größere Gewichte von 4—9 mg nötig waren. Nach Pfeffer[269]), dem wir eine eindringende Bearbeitung des Reizanlasses beim Kontaktreiz der Ranken verdanken, treffen diese Versuche Darwins das Wesen der Sache durchaus nicht, denn tatsächlich können selbst viel stärkere Drucke auf die Pflanze ausgeübt werden, ohne einen sichtbaren Erfolg zu haben; ein statischer Druck bewirkt überhaupt nie eine Krümmung, und es waren eben in Darwins Versuchen trotz aller Sorgfalt Erschütterungen bei oder nach dem Aufsetzen der Gewichtchen nicht vermieden worden; erst die so bewirkten Stöße übten einen Reiz aus. Werden aber Stöße nicht vermieden, so können schon viel leichtere Körper, als die von Darwin benutzten, zur Einkrümmung führen, z. B. Baumwollfäden von 0,00025 mg, die durch den Luftzug bewegt werden. Auf Grund der Pfefferschen Untersuchungen läßt sich die Empfindlichkeit der Ranken in folgender Weise präzisieren.

Wir können zunächst einmal fragen, ob Flüssigkeiten gerade so auf die Ranken wirken wie feste Körper. Das ist offenbar nicht der Fall, denn wenn man durch feste Körper auch nur sehr kleine Stöße auf die Ranke ausübt, so tritt sofort eine Krümmung ein, während ein noch so heftiges Aufprallen einer Flüssigkeit niemals zu einer Reaktion führt. Pfeffer ließ Wasser, wäßrige Lösungen verschiedener Stoffe, flüssige Oele, schließlich Quecksilber in stärkerem oder weniger starkem Strom auf die empfindliche Stelle der Ranke treffen, und ein Resultat war selbst dann nicht zu erzielen, als das Quecksilber mechanisch schädigend auf die Ranke wirkte. Die konstatierte Tatsache ist von großer Wichtigkeit; sie zeigt uns z. B., daß Ranken auch durch Regentropfen nicht gereizt werden können, und eine solche Reizbarkeit wäre ja auch offenbar für sie nutzlos oder gar

schädlich. Wenn sich nun aber in den verwendeten Flüssigkeiten kleine feste Körper befanden, im Oel z. B. kleine Fettkriställchen, im Wasser aufgeschlämmter Ton, im Quecksilber zufällige Verunreinigungen, so trat stets Reizung ein. So scheint es, als ob die Ranken den Aggregatzustand der Körper zu unterscheiden verständen, auf den festen reagierten, auf den flüssigen nicht. Und doch ist das keineswegs der Fall; denn eine 10—14-proz. Gelatine, die doch zweifellos bei gewöhnlicher Temperatur ein fester Körper ist, können die Ranken nicht von einer Flüssigkeit unterscheiden. Dieser Umstand erlaubte eine Reihe von höchst interessanten Experimenten; denn einmal konnte Pfeffer mit 14-proz. Gelatine, die feucht gehalten wurde, die zu untersuchenden Ranken ohne Reizung fixieren, was sich vielfach sehr nützlich erwies; außerdem aber wurde solche Gelatine, nachdem mit ihr ein Ueberzug über Glasstäbe hergestellt war, dazu benutzt, um den Einfluß verschiedener Formen von „Berührung" auf die Ranken zu studieren. Es konnte durch Anpressen der Gelatinestäbe ein statischer Druck auf die Ranke ausgeübt werden, und dieser konnte konstant bleiben oder sich allmählich verstärken; es konnten auch einzelne oder viele, kleine oder große Stöße auf die Ranke ausgeübt werden; es konnten ferner die Ranken mit der Gelatine gerieben oder hin und her gebogen werden: in keinem Falle trat eine Reizung ein. Es blieb also eine Krümmung aus, ob statischer Druck oder ein Stoß erfolgte; auch mehrere aufeinanderfolgende Stöße, wie sie beim Reiben entstehen, erwiesen sich als unwirksam.

Weiter wies dann Pfeffer nach, daß Stöße, die durch andere feste Körper — abgesehen von Gelatine — ausgeführt werden, zur Reizung führen, vorausgesetzt, daß diese mit genügender Intensität anprallen. So ergaben z. B. dünne glatte Glasfäden, Stückchen von Wachs, Fließpapier, Tierblase im trockenen und im feuchten Zustand positiven Reizerfolg, und mit in Wasser aufgeschlämmtem Ton konnte die Bedeutung der Geschwindigkeit des Anprallens leicht demonstriert werden. Dagegen zeigte sich, daß auch feste Körper durch statischen Druck keine Wirkung erzielen, also z. B. Glasstäbe oder Nadeln, wenn sie vorsichtig und ohne Reibung der Ranke angedrückt wurden und ohne plötzliche Drucksteigerung so verblieben. Ein Erfolg blieb sogar aus, wenn eine kurze oder eine bis zu 4 mm lange Strecke der Ranke einem konstanten Druck durch feste Körper ausgesetzt war, der notwendigerweise an verschiedenen Kontaktpunkten ungleich sein mußte (verrostete Nadel, Schmirgelpapier). In allen diesen Fällen trat aber Reizung ein, sobald die Körper auch nur mit leichter Reibung auf die Ranke wirkten, selbst wenn die Kontaktfläche noch so klein war. Von größter Wichtigkeit ist es auch, daß kleine derartige Stöße, die einzeln nicht zur Reizung führen, durch Summation die Krümmung auslösen. Es ist aber nicht allgemein eine mehrmalige Berührung Bedingung der Reizung, auch einmaliger Kontakt, der ja freilich stets aus mehreren Einzelreizen besteht, führt zum Ziel, wenn er genügend kräftig ist.

Auf Grund sämtlicher Erfahrungen charakterisiert dann Pfeffer das Empfindungsvermögen der Ranken folgendermaßen: „Zur Erzielung einer Reizung müssen in den sensiblen Zonen der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hin-

reichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstücks mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so daß also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht" (Gelatine). Deshalb werden die Ranken weder durch mechanische Erschütterung im allgemeinen noch durch Regen gereizt. „Unter allen Umständen ist eine lokale, genügend schnell verlaufende Kompressionswirkung eine Bedingung der Reizung, die nicht durch einen statischen Druck ausgelöst wird, auch wenn ein solcher mit hoher Intensität auf räumlich getrennten Punkten lastet."

Um einen einzigen Ausdruck für die hier näher bezeichneten mechanischen Bedingungen der Rankenreizung zu haben, wollen wir dieselben mit PFEFFER „Kontakt" nennen, obwohl dieses Wort viel mehr geeignet wäre, einen statischen Druck zu bezeichnen. Wir sagen also, den Ranken kommt Kontaktreizbarkeit zu. Wir werden dieselbe auch bei anderen pflanzlichen Objekten wiederfinden, und sie hat offenbar eine große Aehnlichkeit mit der Reizbarkeit der Tastkörperchen in der Haut der höheren Tiere, und dementsprechend kann man statt Kontaktreiz auch von „Kitzelreiz" sprechen.

Man wird annehmen dürfen, daß die Aufnahme des Reizes in der Epidermis erfolgt, und schon PFEFFER hat darauf hingewiesen, daß die dazu nötigen Deformationen des Protoplasmas bei vielen Ranken durch gewisse histologische Einrichtungen, namentlich die sog. „Fühltüpfel", erleichtert werden dürften. Da diese aber nur bei Cucurbitaceen und Sapindaceen vorkommen, während andererseits die Ranken von Passiflora trotz des Fehlens solcher Einrichtungen doch sehr sensibel sind, so sind die Fühltüpfel offenbar keine Bedingung für die Reizbarkeit. Wir gehen deshalb auf eine Beschreibung solcher Fühltüpfel nicht ein und verweisen auf HABERLANDTS[272]) eingehende Schilderung derselben. — Neben anatomischen Untersuchungen finden sich bei HABERLANDT auch physiologische Erörterungen über die Natur der Kontaktreizbarkeit. Er legt dar, daß ein streng radialer Druck, eine Zusammenpressung des Protoplasmas, nicht zur Reizung führe, daß es vielmehr tangentiale Spannungen im Plasma seien, die eine Reizbewegung auslösen. — Ob diese Bemerkungen das Wesen der Erscheinung treffen, müssen wir dahingestellt sein lassen. HABERLANDT ist anscheinend der Meinung, daß mechanische Biegung der Ranke nur deshalb nicht wirke, weil die dabei auftretenden Tangentialspannungen zu schwache seien. Man sollte aber denken, daß diese immerhin stärker sein müßten als bei Reizung durch die leichten Baumwollfäden, von denen wir S. 351 sprachen.

Wir wenden uns jetzt zu dem Krümmungsvorgang, der gewöhnlich der Reizung folgt. Der außerordentlich rasche Verlauf der Krümmung hat wohl hauptsächlich zu der Annahme geführt, daß sie durch Turgorsenkung auf der Konkavseite zustande käme und erst später durch Wachstum fixiert werde[273]). Tatsächlich spielt aber der Turgordruck hier keine besondere Rolle; es ist vielmehr die Krümmung durch einen eigenartigen Wachstumsverlauf bedingt. Durch mikroskopische Messung der Entfernung von Tuschemarken, die auf der Ober- und Unterseite in passenden Abständen angebracht

272) HABERLANDT 1906 Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 2. Aufl.

273) DARWIN 1876 zit. in 215. MC DOUGAL 1896 Ber. Bot. Ges. 14 151.

waren, konnte Fitting[269]) feststellen, daß unmittelbar nach der Reizung die Marken auf der Konvexseite mit viel größerer Geschwindigkeit auseinanderrücken als vorher; die Verlängerung kann in wenigen Minuten so beträchtlich sein, daß sie, auf die Stunde berechnet, 50, 100, ja selbst 160 Proz. beträgt; sie nimmt also Werte an, die an der ungereizten Ranke selbst in 24 Stunden nicht erreicht werden, und es ist dabei einerlei, ob die Ranke jung oder alt ist. Gleichzeitig nähern sich die Marken auf der Unterseite (Konkavseite) etwas, so daß sich hier eine absolute Verkürzung von etwa 1 Proz. pro Stunde ergibt. Schon aus diesen Messungen geht hervor, daß nicht nur alle Gewebe des gereizten Rankenteils, welche von der Achse (Mittellinie) aus auf der Konvexseite liegen, sondern auch noch ein erheblicher Teil der Konkavseite eine Wachstumsförderung erfährt; mit anderen Worten, die sogenannte neutrale Linie, die bei der Krümmung sich weder verlängert noch verkürzt, liegt den Marken der Konkavseite nahe, und die Mittellinie zeigt eine beträchtliche Wachstumssteigerung. Das wird durch direkte Messungen an den Flanken, die ja die gleiche Verlängerung erfahren wie die Mittellinie, nur bestätigt.

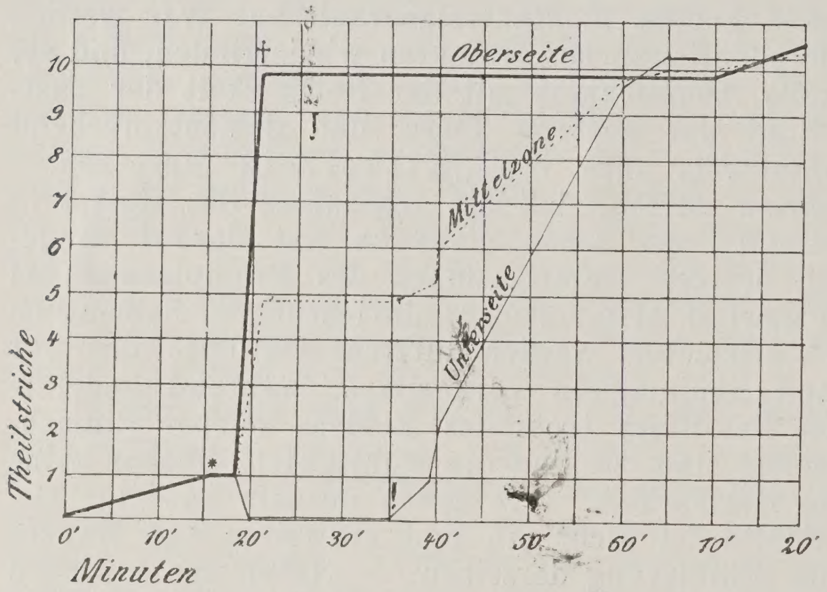


Fig. 125. Graphische Darstellung des prozentischen Wachstums der Ranke von Sicyos angulatus nach Fitting[274]). * Beginn der Reizung, † Krümmung beendet, ! Beginn des Ausgleiches.

Nach beendigter Einkrümmung folgt zunächst für einige Zeit ein Wachstumsstillstand, dann aber beginnt, wie wir gesehen haben, die Geradstreckung der Ranke. Messungen zeigen, daß dabei die bisherige Konvexseite gänzlich unverändert bleibt, während die Marken der Konkavseite ein Wachstum zeigen, das zwar weniger intensiv ist als das der Konvexseite bei der Einkrümmung, gegenüber der ungereizten Ranke aber immer noch eine beträchtliche Beschleunigung aufweist. Auch jetzt setzt sich die Wachstumsbeschleunigung bis über die Mittellinie hinaus fort. Stellen wir diese Verhältnisse graphisch dar, so erhalten wir z. B. die Fig. 125.

Die mitgeteilten Tatsachen zeigen auf das deutlichste, daß der ganze auf eine Reizung folgende Bewegungsvorgang recht kompliziert ist, denn die Krümmung kommt ja nicht durch eine einfache Verkürzung der berührten Stelle zustande, sondern durch eine Wachstumsbeschleunigung, die am stärksten an der Stelle der Konvexseite ist, die dem direkt gereizten Ort der Konkavseite gegen-

274) Fitting 1902 Ber. Bot. Ges. **20** 373.

überliegt und sich von da aus auch noch einige wenige Millimeter nach oben und unten fortpflanzt. Es muß also auf die Reizaufnahme offenbar eine Reizleitung folgen, und zwar sowohl in der Querrichtung wie in der Längsrichtung der Ranke. Dabei ist die Leitung hier ein unentbehrlicher Vorgang; denn ohne Reizleitung von der berührten Stelle nach der Konvexseite kann gar keine Reaktion erfolgen. Reizaufnahme, Leitung und Krümmung treten aber hier mit einer Geschwindigkeit ein, die außerordentlich viel größer ist, als bei irgendeiner bisher besprochenen tropistischen Bewegung. —

Verfolgen wir nun das Wachstum an einer Ranke, die an zwei Seiten gleichzeitig und gleich stark gereizt wurde, so ergibt sich, einerlei, ob es eine nicht allseits oder eine allseits haptotropisch empfindliche ist, stets das gleiche Resultat. Die Ranke wächst, als ob gar nichts mit ihr geschehen wäre; insbesondere bleibt das sonst eintretende verstärkte Wachstum aus [275]). Daraus müssen wir entnehmen, daß das Ausbleiben der Krümmung bei zweiseitiger Reizung nicht etwa darauf beruht, daß — wie man besonders für allseitig haptotropisch empfindliche Ranken hätte vermuten können — die zwei Reizungen zu zwei gleichen Reaktionen auf den Gegenseiten führen. Die zweite Reizung hebt vielmehr den Erfolg der ersten auf, und sie tut das sogar noch dann, wenn eine Einkrümmung schon begonnen hat. Der letztere Umstand beweist, daß durch die Reizung der Oberseite nicht etwa die Reizaufnahme auf der Unterseite unmöglich wird; es müssen also die Störungen entweder in der Reizleitung oder in der Reaktion liegen, doch wissen wir nicht, welche von diesen Eventualitäten zutrifft.

Es erübrigt nun noch, die Bedeutung der Rückkrümmung, die sich nach jeder Reizkrümmung einstellt, zu besprechen. Sie erfolgt ja zweifellos aus inneren Ursachen; sie ist nicht die Folge des Kontaktreizes, sondern erst der Reaktion, denn sie tritt, ebenfalls unter Wachstumsbeschleunigung, auch nach jeder rein mechanisch erzielten Krümmung auf. Es liegt also nahe, für sie ebenso den Autotropismus in Anspruch zu nehmen, wie wir das bei der Rückbildung geotropischer Krümmungen getan haben. Als Ursache des Autotropismus haben wir dort das Eintreten einer Krümmung betrachtet. FITTING wies aber nach, daß auch an solchen Ranken, die mechanisch an der Ausführung der Krümmung gehindert werden, ebenfalls zwei vorübergehende Zuwachsbeschleunigungen auftreten, die durch eine Zeit des Wachstumsstillstandes getrennt sind. Einstweilen können wir nicht mit Sicherheit sagen, ob der Autotropismus bei den Ranken ein anderer ist als bei geotropischer Reizung. Sind beide Erscheinungen identisch, dann müßte schon ein Krümmungsbestreben, eine Spannung, und nicht erst die vollzogene Krümmung die Ursache des Autotropismus sein.

Nachdem wir jetzt die Reizbewegungen der Ranken studiert haben, die auf einen vorübergehenden Kontakt eintreten, wenden wir uns zu den Fragen, die mit dem Umschlingen der Stütze in der Natur zusammenhängen. Die revolutive Nutation der Ranke, der noch ähnliche Bewegungen des Stengels zu Hilfe kommen können, muß das Aufsuchen der Stütze erleichtern; man kann sagen, die

---

275) FITTING 1903 Jahrb. 38 582.

Ranke durchsuche ihre Umgebung nach Stützen. Kommt ein auf Kontakt haptotropisch reagierender Teil der Ranke mit einem festen Körper in Berührung, so wird durch die weitergehende Nutationsbewegung dafür gesorgt, daß die Bedingungen für die haptotropische Reizung erfüllt werden; wie in unseren Versuchen wird die Ranke an der Stütze gerieben. Sie macht dann sofort eine Krümmung, und durch diese gelangen neue Rankenteile zum Kontakt mit der Stütze; da sich zudem der Reiz, wie wir gesehen haben, nach beiden Seiten auf einige Millimeter ausbreitet, so hat in kurzer Frist die Ranke eine volle Windung ausgebildet, vorausgesetzt, daß die Stütze nicht zu dick oder zu dünn ist. Einer dicken Stütze wird sich die Ranke schon anlegen, ehe sie die angestrebte Krümmung ganz ausführen konnte; es wird also eine Spannung entstehen, die sich als Druck auf die Stütze äußert, und diesen kann man leicht demonstrieren, wenn man hohle Stützen aus Papier verwendet; solche werden zusammengedrückt. Auf die erste Windung folgt dann, wenn noch eine freie Spitze der Ranke vorhanden ist, eine zweite und dritte, weil durch die Krümmung immer neue Teile der Ranken-

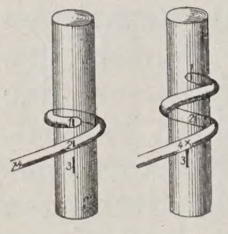


Fig. 126. *I* Ranke, die an der Spitze eine Windung um eine Stütze gemacht hat. Es wird ein Tuschestrich gezogen, der vertikal über die Ranke und die Stütze geht; er berührt die Ranke in den Punkten *1* und *2*, die Stütze bei *3*. Auf der Ranke wird außerdem bei *4* ein Punkt markiert, der von der Stütze noch weit entfernt ist. *II* Dieselbe Ranke einige Stunden später. Die früher gebildete Windung in die Höhe geschoben; Punkt *4* jetzt der Stütze anliegend. Nach einer Handskizze von Fitting.

spitze an die Stütze geführt und gereizt werden. Allein es frägt sich: wie werden diese Krümmungen zu bleibenden Umschlingungen, da doch auf jede Einkrümmung eine Rückkrümmung folgt? Diese Rückkrümmung läßt sich in der Tat auch an den Ranken beobachten, die eine Stütze erfaßt haben; sie äußert sich in einer Lockerung der bestehenden Windung. Sowie diese aber eingetreten ist, kann durch die Bewegung der Ranke oder der Stütze wiederum ein Kontaktreiz ausgelöst werden. Denn die Ranke bleibt lange Zeit für neue Kontaktreize empfindlich. Der neue Reiz führt dann abermals zur Krümmung und bewirkt so schließlich eine dauernde Umschlingung der Stütze. Solange keine Lockerung der Windung erfolgt, ist kein neuer Kontaktreiz möglich, denn der Druck auf die Stütze bietet ja nicht die Bedingungen der Kontaktreizung. Wie bemerkt, pflanzt sich der Krümmungsreiz von der Kontaktstelle nach oben und nach unten fort. Die Basis der Ranke kann nun aber aus mechanischen Gründen ihrem Krümmungsbestreben nicht folgen, da sie an der Pflanze und an der Stütze festgelegt ist. Wenn indes die gebildete Windung an der Stütze sich wieder lockert, dann tritt Krümmung auch an den basalwärts an sie angrenzenden Rankenteilen ein, und diese legen sich um die Stütze, indem sie die schon gebildete, aber gelockerte Windung vor sich her schieben. Ein Blick auf die Fig. 126 wird das verständlich machen. Mit der dauernden Fixierung einer Windung an der Stütze hört dann ein weiteres Fortschreiten der Krümmung basalwärts auf.

Nach Ausbildung bleibender Windungen erlischt in diesen das Längenwachstum völlig, es treten indes sowohl in den Windungen

wie auch im übrigen Teil der Ranke eine Reihe von wichtigen Veränderungen auf. Das Längenwachstum im Basalteil der Ranke kommt rasch zum Stillstand, auch wenn sie noch bei weitem nicht die Länge erreicht hat, die sie ohne Stütze erlangen könnte. Ferner beginnt im Basalteil eine schraubige Einrollung, die für die Befestigung der Pflanze von großer Bedeutung ist, da durch sie der Pflanzenkörper an die Stütze herangezogen wird. Aus rein mechanischen Gründen können diese Schraubenwindungen (vgl. Fig. 124 *3*) nicht alle gleich gerichtet sein, sondern es muß mindestens an einer Stelle (Fig. 124 *W*) eine Umkehr der Windungsrichtung stattfinden; häufig findet man sogar deren mehrere. Daß diese Umkehr mechanisch notwendig ist, kann man sich an jedem Bindfaden oder Kautschukschlauch klar machen, den man nach Fixierung an Basis und Spitze in Schraubenlinien zu drehen sucht. Die schraubige Einrollung erinnert an die früher erwähnten autonomen Einrollungen alternder Ranken, die keine Stütze gefunden haben, denn sie kommt auch stets durch stärkeres Wachstum der Oberseite zustande. Daß beide Erscheinungen aber nicht identisch sind, ergibt sich schon daraus, daß die Einrollung nach dem Erfassen von Stützen auch bei solchen Ranken eintritt, die keine Alterseinrollung erfahren (Vitis). Die Einrollung nach dem Erfassen der Stütze kommt nach Fitting ebenfalls unter Beschleunigung des Wachstums der Mittelzone zustande. Die Ursache der Erscheinung ist noch nicht ganz klar. Sie hängt jedenfalls nicht etwa mit dem Zug zusammen, dem die Ranke unterworfen wird, sondern sie ist irgendwie durch die Stützenumschlingung bedingt. Die Ranken von Antigonum leptopus[276]) besitzen in ihrem Basalteil mehrere Gelenke und zeigen dementsprechend eine Verkürzung nicht durch schraubige Einrollung, sondern durch knieförmige Krümmungen. — Während also eine geotropische oder phototropische Krümmung, ja überhaupt die Mehrzahl der tropistischen Krümmungen, die wir bisher betrachtet haben, damit endet, daß ein Teil des Organs ungekrümmt sich in bestimmter Weise zum Reiz orientiert, wird bei den Ranken schließlich das ganze Organ gekrümmt.

Von weiteren Veränderungen in der Ranke, die eine Stütze erfaßt hat, erwähnen wir noch folgende: nicht selten tritt an dem der Stütze anliegenden oder sogar auch im freien Basalteil der Ranke ein bedeutendes Dickenwachstum mit reichlicher Bildung von mechanischen Elementen auf, das die Ranke funktionstüchtiger macht[277]). Einzelne Ranken scheiden auch Sekrete aus, die ihr Anhaften befördern[272]). Wegen dieser und anderer morphogener Erfolge des Kontaktreizes vgl. man S. 64. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die funktionierenden Ranken eine viel längere Lebensdauer aufweisen als solche, die keine Stütze gefunden haben; letztere gehen gewöhnlich bald zugrunde, verdorren oder werden abgeworfen.

Weitere Fälle von Thigmotropismus. Thigmotropismus findet sich nun aber nicht nur bei den Ranken, die der Pflanze als spezifische Kletterorgane dienen, und die in spezieller Anpassung an diese Funktion ihre früheren Funktionen ganz auf-

---

276) Goebel 1921 Flora **114** 306.

277) Treub 1882/83 Annales Buitenzorg 3. Ewart 1898 Annales Buitenzorg **15** 187.

gegeben haben, sondern er tritt auch als Nebenfunktion an Organen auf, die ihre alte Hauptfunktion noch ausüben. Da sind einerseits die Luftwurzeln mancher Kletterpflanzen zu nennen, die man geradezu als Wurzelranken[178]) bezeichnen kann, andererseits die Laubblätter, vor allem die Blattstiele[279]) von Pflanzen der verschiedensten Familien, wie Clematis, Maurandia, Lophospermum, Tropaeolum, Solanum jasminoides. Sie umschlingen mit den Blattstielen Stützen, während die Blattlamina eine wohlausgebildete Assimilationsfläche darstellt. Bei Fumaria officinalis rankt sogar die unveränderte Blattlamina. Auch Nepenthes wäre hier zu erwähnen, bei der ein besonderer Teil des Blattes als Ranke funktioniert, während ein anderer der Kohlensäureassimilation, ein dritter dem Insektenfang dient.

Am genauesten untersucht[280]) sind von diesen Objekten die Blattstiele von Clematisarten, die insofern von den Ranken abweichen, als sie allseitig haptotropisch empfindlich sind. Aber freilich ist diese Empfindlichkeit in den einzelnen Längslinien ganz verschieden; das zeigt sich am deutlichsten bei gleichzeitiger Reizung zweier Seiten. Bei Clematis recta und anderen wird durch gleichstarke Reizung von Ober- und Unterseite keine Krümmung erzielt, die Reize heben sich auf; bei Vitalba erfolgt unter diesen Umständen eine Krümmung nach unten fast ebenso stark, wie wenn die Unterseite allein gereizt worden wäre. Außerdem bestehen noch Unterschiede insofern, als manchmal die maximale Reizbarkeit in den Flanken, manchmal in der Unterseite gelegen ist. — Diese Erfahrungen machen es zweifellos wünschenswert, die Dorsiventralität der echten Ranken noch einmal gründlich zu studieren.

An dieser Stelle ist noch Cuscuta[281]) zu besprechen. Sie hat zwei regelmäßig abwechselnde Stadien: im ersten ist sie eine links windende Pflanze und macht unter der Wirkung der kreisenden Bewegung ihres Gipfels steile Windungen, die sich nur an vertikale Stützen anlegen; nach einiger Zeit folgt das andere Stadium, in welchem Cuscuta sich wie eine Ranke verhält und viel weniger steile, aber dichter der Wirtspflanze anliegende Windungen ausbildet; diese kommen durch Kontakt mit festen Körpern, aber nicht mit feuchter Gelatine zustande, so daß die Reizbarkeit der Stengel offenbar völlig mit der der Ranken übereinstimmt; zum Unterschied von diesen besitzt Cuscuta aber auch im Stadium der Kontaktreizbarkeit ausgesprochenen Geotropismus und umschlingt deshalb ausschließlich vertikale Stützen. Daß Cuscuta auf Kontakt noch mit der Bildung von Haustorien antwortet, sei nur nebenbei bemerkt.

Auch bei den Insektivoren kommen haptotropische Krümmungen vor und spielen eine große Rolle. Da aber auf Kontakt vor allem nastische Bewegungen erfolgen, soll erst später auf sie eingegangen werden.

Neben diesen Pflanzen, bei denen die haptotropische Befähigung eine große und leicht verständliche Rolle im Leben spielt, findet sich auffallenderweise die haptotropische Empfindlichkeit bei sehr vielen

---

278) Lit. bei Ewart zit. in Anm. 277.
279) Darwin 1876 zit. in 270.
280) Stark 1922 Jahrb. wiss. Bot. **61** 126.
281) Peirce 1894 Ann. of Bot. **8** 53; vgl. auch Spisar 1910 Ber. Bot. Ges. **28** 329.

Pflanzen, denen sie zweifellos gar nichts nützt. Diese Tatsache ist für deszendenztheoretische Betrachtungen von größtem Interesse und spricht dafür, daß die Pflanzen bei der Ausbildung ihrer Anpassungen bereits existierende Eigenschaften nur weiter ausbauen. [Ausnutzungstheorie. GOEBEL[282]).]

Nachdem zuerst von VAN DER WOLK, WILSCHKE und FIGDOR für einzelne Keimpflanzen solche Sensibilität aufgefunden war, hat STARK die allgemeine Verbreitung dieser Eigenschaft[283]) erwiesen und die Erscheinung näher verfolgt. Alle von ihm untersuchten etiolierten Keimlinge erwiesen sich als haptotropisch. Daneben sind auch ältere, grüne, am Licht befindliche Stengel, Infloreszenzen, Blattstiele, wenigstens häufig für Berührung empfindlich. Insbesondere bei den Stengeln der Windepflanzen ist das der Fall, ohne daß man wie bei Cuscuta sagen könnte, daß das Winden durch die haptotropischen Krümmungen unterstützt würde. Halten wir uns an die etiolierten Keimsprosse, von denen insbesondere die von Agrostemma und von Gräsern stark empfindlich sind. Bei ihnen hat STARK folgendes festgestellt: Nach einmaligem oder mehrmaligem Streichen einer Flanke mit einem Holzstäbchen oder Korkplättchen tritt eine Krümmung ein, die die berührte Seite konkav macht. Die Reaktionszeit ist auch unter günstigen Bedingungen erheblich länger als bei den Ranken; sie kann aber durch Vergrößerung des Reizes weitgehend abgekürzt sein. Eine „Dosierung“ der Reizgröße ließ sich bei diesen Keimlingen in der Weise durchführen, daß eine Flanke einmal, zweimal, zehnmal bis hundertmal in gleicher Weise mit dem Stäbchen gestrichen wurde. Diese „Streichzahl“ gilt als Maß der Reizung. Aehnliche quantitative Untersuchungen stehen für die Ranken noch aus. Es zeigte sich nun, daß die Empfindlichkeit individuell sehr verschieden ist, daß empfindliche Keimlinge nach einer Streichung reagieren, andere erst auf höhere Streichzahlen hin. Je höher die Streichzahl, desto mehr Keimlinge reagieren; nicht immer wird durch höhere Streichzahl eine Reaktion aller erzielt, andererseits kann es vorkommen, daß schon nach einer Streichung 70 Proz. reagieren. Auch die Krümmung pflegt mit der Streichzahl bis zu einer gewissen Größe zuzunehmen. Einkrümmungen bis zu einem Halbkreis sind nicht selten. Stets folgt der Einkrümmung eine Rückkrümmung, die nicht selten über das Ziel hinaus schießt, also negativ wird, so daß also erst nach mehrfachem Pendeln eine Geradstreckung erfolgt. Das erinnert an die Schilderung des autotropischen Ausgleiches geotropischer Krümmungen, wie sie von BARANETZKI gegeben wurde, aber von anderer Seite nicht bestätigt werden konnte (S. 258). Daß es sich auch hier, wie bei den Ranken, um Autotropismus handelt, ist wahrscheinlich, eine andere Deutung jedenfalls nicht bekannt.

---

282) GOEBEL 1920 Entfaltungsbewegungen. Jena.

283) VAN DER WOLK 1911 Proc. Kon. Akad. Amsterdam. WILSCHKE 1913 Sitzber. Wien. Akad. **122** I 65. FIGDOR 1915 Sitzber. Wien. Akad. **124**. STARK 1916 Jahrb. wiss. Bot. **57** 189. Die mitgeteilten Ergebnisse über die Kontaktreizbarkeit bei Keimlingen bedürfen übrigens insofern einer Nachuntersuchung, als STARK später (1917 Ber. Bot. Ges. **35** 266) fand, daß manchmal durch das Reizen mit dem Holzstäbchen ein Wachsüberzug entfernt wird und dann die Transpiration so gesteigert wird, daß durch einseitige Erschlaffung und Welken der Stengel Krümmungen erfolgen, die haptotropische Bewegungen vortäuschen.

Stark[284]) hat auch eingehend den Erfolg der gleichzeitigen Reizung mehrerer Flanken studiert und dabei sehr deutliche Gesetzmäßigkeiten festgestellt. Zunächst handelt es sich um ungleich starke Reizung antagonistischer, d. h. um 180⁰ auseinanderliegender Flanken. Nehmen wir als Maßstab des Erfolges die Zahl der reagierenden Exemplare, so finden wir z. B. für eine absolute Differenz der Streichzahlen von 1, 5 und 10 folgendes:

Panicumkeimlinge

Streichzahl	Es reagieren	Streichzahl	Es reagieren	Streichzahl	Es reagieren
1:0	78 Proz.	5:0	92 Proz.	10:0	90 Proz.
2:1	55 „	10:5	53 „	20:10	59 „
5:4	34 „	20:15	31 „	50:40	33 „
10:9	31 „	50:45	6 „	100:90	0 „
20:19	0 „	100:95	0 „		

Daraus folgt, daß es auf den absoluten Reizunterschied nicht ankommt. Je stärker die Reizintensität ist, desto wirkungsloser ist derselbe absolute Reizunterschied. Wählt man aber den relativen Unterschied gleich, macht man das Verhältnis der beiden Reize gleich groß, so ist der Erfolg ganz unabhängig von der absoluten Reizgröße; z. B. relativer Unterschied 5 : 1.

Streichzahl	Proz. reagieren
5:1	80
10:2	71
20:4	74
50:10	81
100:20	85

Die Gesetzmäßigkeit, die hier zutage tritt, haben wir als Webersches Gesetz schon kennen gelernt (S. 271 u. 317). Es gilt nicht ohne Schranken. Bei hoher Streichzahl und geringem relativen Unterschied versagt es. Die zunehmende Reizmenge wirkt dämpfend. Noch viel anschaulicher läßt sich diese dämpfende Wirkung, diese Abstumpfung der Sensibilität in der Weise demonstrieren, daß man zwei antagonistische Seiten gleich stark reizt, und nun untersucht, wie sich der Reizerfolg einer dritten Flanke gestaltet. Wie zu erwarten, nimmt die Zahl der reagierenden Exemplare ständig ab, je höher die Streichzahlen auf den antagonistischen Flanken sind. Bei nur einseitiger Reizung durch 10 Streichungen reagierten z. B. die untersuchten Keimlinge zu 90—100 Proz., während sie nach antagonistischer Reizung mit je 10 Streichen und darauffolgender einseitiger Reizung mit ebenfalls 10 Streichen nur noch zu 56 bis 67 Proz. reagierten. Wenn aber die Streichzahlen bei der Vorreizung und bei der darauffolgenden einseitigen Reizung in demselben Verhältnis stehen, dann ist die Zahl der reagierenden Individuen stets die die gleiche, z. B. (Avena):

Vorreizung	Reizung	Reag.-Individuen
10:10	5	30 Proz.
20:20	10	29 „
100:100	50	34 „

Die Abstumpfung ist aber viel stärker, wenn die kompensierende Reizung in der Krümmungsebene erfolgt, als wenn die Krümmung senkrecht zur Vorreizung stattfindet. — Wünschenswert wäre es, dieses Gesetz bei denselben Objekten auch in anderer Weise, z. B.

284) Stark 1916 Jahrb. wiss. Bot. **57** 189; 1918 **58** 459.

durch die Größe des Reaktionserfolges zu prüfen. Daß auch bei Ranken das Webersche Gesetz Gültigkeit hat, lehren schon die Versuche Fittings.

Liegen die gereizten Flanken nicht genau gegenüber, so erfolgt eine Krümmung im Sinne der Resultante, wenn man die beiden Kräfte nach Größe und nach Richtung ins Auge faßt. Freilich tritt dieses nun schon von Geo- und Phototropismus uns bekannte Resultantengesetz nur dann deutlich hervor, wenn eine größere Anzahl von Versuchen ausgeführt wird, weil beim einzelnen Exemplar die Genauigkeit der Einstellung zu wünschen übrig läßt[285]).

Bei haptotropisch empfindlichen Objekten läßt sich die Verteilung der Sensibilität viel leichter feststellen als bei geo- und phototropischen. Bei den Keimlingen der Dikotylen fand Stark die ganze Keimachse sensibel, während bei Panicum die phototropisch so stark empfindliche Koleoptile haptotropisch sehr wenig reizbar ist. Ueberall aber findet von der berührten Stelle aus eine deutliche Reizleitung, und zwar sowohl nach unten wie nach oben, statt. Ja selbst ausgewachsene und dementsprechend nicht mehr zu haptotropischen Krümmungen befähigte Teile nehmen den Berührungsreiz auf und leiten ihn nach der Wachstumszone. — Die Leitung über eine Wunde weg ist hier aber sehr beschränkt[286]).

Die Empfindlichkeit der etiolierten Keimlinge ist übrigens eine etwas andere als die der Ranken. Denn bei manchen kann auch durch Gelatine ein Reiz ausgeübt werden, die ja bei Ranken wirkungslos ist. Nach Figdor[283]) soll das für Asparaguskeimlinge nicht zutreffen. — Und selbst ein aufprallender Wasserstrahl erwies sich in den Versuchen Starks vielfach als wirksam, wenn er auch nicht so deutliche Reaktionen ergibt wie das Reizen mit Holzstäbchen. Es scheint also, daß diese Keimlinge mehr oder weniger deutlich rheotropisch sind, also über eine Empfindlichkeit verfügen, die vor allem bei den Wurzeln ausgebildet ist. Umgekehrt fehlt den meisten Wurzeln eine echte haptotropische Empfindlichkeit vollkommen; es werden wenigstens durch Streichen mit dem Holzstäbchen keine Krümmungen erzielt, während aufgesetzte Klammern, die einen dauernden gleichmäßigen Druck auszuüben vermögen, allerdings zu Einkrümmungen führen[287]).

Es läßt sich nun nicht mit Sicherheit entscheiden, ob den Keimlingen eine andere Art von Empfindlichkeit zukommt, wie den Ranken, oder ob sie neben der echten Kontaktreizbarkeit der Ranken auch noch eine Reizbarkeit durch die Stöße des Wasserstrahls besitzen, die man als Seismotropismus bezeichnen müßte.

Was die Ausführung der Krümmung bei den Keimlingen betrifft, so erfolgt sie — soweit untersucht — genau so wie bei den Ranken unter ansehnlicher Zunahme des Wachstums der Mittellinie. Auch bei zahlreichen niederen Organismen kommen thigmotropische Krümmungen vor, auf die hier indes nicht eingegangen werden soll[288]).

---

285) Stark 1919 Jahrb. wiss. Bot. **58** 475.
286) Stark 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 67.
287) Newcombe 1904 Beihefte Bot. Cbl. **17**.
288) Mucorineae: Errera 1884 Bot. Ztg. **42** 497. Trzebinski 1902 Anzeiger Akad. Krakau. Stiele der Fruchtkörper von Coprinus: Stark 1916 Anm. 283. Algen: Nordhausen 1900 Jahrb. wiss. Bot. **34** 235. Blattspindeln der Farne, Wurzelträger der Selaginellen: Stark 1916 Anm. 283.

Blaauwsche Theorie. Bei den Ranken kann die thigmotropische Krümmung damit enden, daß das ganze Organ eingekrümmt wird. Hier liegt also eine Erscheinung vor, die physiologisch und biologisch weit von den anderen Tropismen abweicht, die den Pflanzen lediglich eine Orientierung im Raum ermöglichen. Allein die Rankenbewegungen werden durch die thigmotropischen Bewegungen der Keimpflanzen auf das innigste mit den anderen Tropismen verbunden, so daß wir sie nicht von ihnen trennen können. Nun erfolgt aber die Krümmung nach einem thigmotropischen Reiz, wie ausgeführt wurde, unter starker Wachstumsbeschleunigung der Mittellinie. Es wird also das ganze sich krümmende Organ hier in einen Reizzustand versetzt, der maximal der Berührungsstelle gegenüber ist. Wenn man beim Phototropismus vielfach einen solchen allgemeinen Reizzustand leugnet und die Krümmung gerade dadurch zustande kommen lassen will, daß jede Seite ihrer Belichtung entsprechend wächst, so kann eine solche Auffassung heute auf die thigmotropischen Krümmungen nicht übertragen werden. Hier erfolgt nicht die gleiche Reaktion bei einseitiger Berührung einseitig, die bei mehrseitiger Berührung mehrseitig oder allseitig eintritt. Bei zweiseitiger Berührung fehlt die Wachstumsbeschleunigung vollständig, eine Ranke wächst so weiter, als ob sie nicht berührt worden wäre. Und doch haben wir eine Reizwirkung einer solchen zweiseitigen Berührung deutlich genug konstatiert (vgl. S. 351). Mit anderen Worten, die Blaauwsche Tropismentheorie läßt sich auf den Thigmotropismus zurzeit nicht übertragen.

---

6. Kapitel.

Reizbewegungen II.

Die Nastien[1]).

Nastien nennt man, so wurde S. 251 gesagt, Krümmungen, deren Richtung nicht von dem äußeren Reiz, sondern von der Pflanze bestimmt wird. Die Organe, die nastisch reagieren, sind dorsiventral und ihre verschiedenen Flanken verhalten sich dementsprechend auf denselben Reiz verschieden. Die Reizmittel sind die gleichen wie bei den Tropismen, aber der Reizanlaß kann ein ganz anderer sein; nicht nur einseitige Reize wie dort, sondern auch allseitig einwirkende führen hier zu Krümmungen.

1. Nyktinastische Bewegungen.

Viele Pflanzenorgane, zumal Laub- und Blütenblätter, nehmen am Abend eine andere Stellung ein, als sie tagsüber innehatten. Blüten- oder Perigonblätter z. B. krümmen sich bei Tage so, daß die Blüte „geöffnet“ ist; am Abend kommt es durch eine ent-

1) Correns 1896 Bot. Ztg. 54 1. Kniep 1913 Handbuch d. Naturw. 8 281. Jena.

gegengesetzte Krümmung zum „Schließen“ der Blüte. Entsprechende Bewegungen treten auch an ganzen Infloreszenzen, so namentlich bei den Compositen, ein; sie öffnen sich, wenn die Randblüten oder alle Blüten des Köpfchens sich nach außen krümmen; sie schließen sich, wenn diese sich nach innen zusammenneigen. Auch bei manchen Laubblättern kann man noch von einem Schließen und Oeffnen reden, z. B. wenn diese sich der Knospe anlegen und wieder abheben, oder wenn sie paarweise mit den Flächen sich aneinanderlegen und wieder auseinanderweichen; in anderen Fällen aber wird man den allgemeineren Ausdruck Nachtstellung statt „Schluß“ und Tagstellung statt „Oeffnung“ benutzen, so z. B. bei den Dolden von Daucus, die am Abend vertikal abwärts, am Tag aufwärts gerichtet sind. Statt „Nachtstellung“ sagt man auch wohl „Schlafstellung“, obwohl die in Rede stehenden Bewegungen mit dem Schlaf der Tiere gar nichts zu tun haben. Es handelt sich nämlich, wie wir sehen werden, durchaus nicht etwa um Erscheinungen der Ermüdung, sondern um Bewegungen, die unter Energieaufwand von seiten der Pflanze eventuell sogar gegen hohe Widerstände ausgeführt werden. Sind aber die Schlafbewegungen durch geeignete Versuchsbedingungen ganz aufgehoben, so hat das keinerlei schädigenden Einfluß auf die Pflanze.

Wenn auch diese Schlafbewegungen der Blätter und Blüten in erster Linie durch Licht und Wärme bedingt sind, so haben sie doch weder mit dem Phototropismus noch mit dem Thermotropismus irgend etwas zu tun. Licht und Wärme wirken eben bei diesen Krümmungen nicht wie bei den Tropismen deshalb krümmend, weil sie einseitig einfallen; während es sich bei Phototropismus und Thermotropismus um eine örtlich verschiedene Verteilung von Wärme und Licht handelt, müssen diese Faktoren bei den Bewegungen, die uns hier beschäftigen, zeitlich variieren. Die Pflanze reagiert also auf einen Wechsel in der Beleuchtung, oder auf einen Temperaturwechsel, und sie reagiert nicht tropistisch, sondern nastisch, wenn sie dorsiventral ist, d. h. wenn ihre verschiedenen Seiten ungleich auf die Veränderung ansprechen. Man muß also die Oeffnungs- und Schließbewegungen als thermonastische und photonastische bezeichnen, und man könnte die Auswärtskrümmung durch ein zugesetztes epi-, die Einwärtskrümmung durch hypo- näher charakterisieren, also z. B. von photoepinastischen und photohyponastischen Bewegungen reden. Da in der Natur photonastische und thermonastische Bewegungen vor allem mit dem gewöhnlichen „Tagwechsel“ einzutreten pflegen, so kann man sie auch als „nyktinastische“ Bewegungen zusammenfassen. Dieser Name wird dann auch Reaktionen, die auf Feuchtigkeitswechsel eintreten, die hydronastischen Bewegungen, mit umschließen.

Die thermonastischen Bewegungen mancher Blüten[2]). Wird eine Frühlingsblüte (Tulpe oder Crocus) in erhöhte Temperatur, z. B. ins geheizte Zimmer gebracht, so erfolgt sofort ein stärkeres Wachstum auf der Perigonoberseite, durch das die Blüte geöffnet wird. Je nach dem Grad der Erwärmung wird die Oberseite verschieden stark konvex werden und damit die Oeffnung der Blüte weiter oder weniger weit erfolgen. Eben sichtbare Krümmungen

2) Pfeffer 1873 Physiologische Untersuchungen. Leipzig.

treten bei Crocus schon bei einer Temperaturerhöhung von einem halben Grad auf. War die Temperaturerhöhung beträchtlich (z. B. von 10 ^{0} auf 20 ^{0} C), so bleibt die Krümmung bei dauernd gleich hoher Temperatur keineswegs konstant, sondern es tritt eine Rückkrümmung, ein Schließen ein. Dieses erfolgt bei Tulipa schon in der zweiten Stunde, bei Crocus erst später. Durch die Schließbewegung wird aber die Blüte keineswegs wieder in die Stellung gebracht, die sie in der Kälte eingenommen hatte, sondern ihre Blätter erreichen eine neue Gleichgewichtslage, die der höheren Temperatur entspricht. Hätte man die Temperatur langsam gesteigert, so wäre die Oeffnung langsamer erfolgt, und es wäre auch keine so starke Ueberkrümmung eingetreten.

Will man nun die Ursachen der Krümmung und der Rückkrümmung ergründen, so wird man das Wachstum der Perigonblätter auf Ober- und Unterseite während dieser Bewegungen mit Hilfe von zwei Marken feststellen, deren Distanz mikrometrisch gemessen wird. Man bringt die Marken im Basalteil der Blätter an, weil hier das stärkste Wachstum und die stärkste Krümmung erfolgt. Die Ergebnisse solcher Messungen sind in Fig. 127 graphisch dargestellt. Es zeigt sich, daß bei der Tulpe (Fig. 127 a), die aus 7,5 ^{0} in 26 ^{0} C gebracht wird, sofort mit dem Beginn der Temperaturwirkung ein Wachstum der Perigon*ober*seite einsetzt, das im Verlaufe von etwa *einer* Stunde eine sehr beträchtliche Verlängerung von etwa 7 Proz. ergibt. Gleichzeitig nimmt die Perigonunterseite etwas an Länge ab, während die Mittellinie ein Wachstum zeigt, das sowohl gegenüber dem bei 7,5 ^{0} als auch dem bei 26 ^{0} C *späterhin stattfindenden ganz beträchtlich beschleunigt* ist. In der zweiten Stunde beginnt dann aber die Perigonunterseite ebenfalls unter beträchtlicher Beschleunigung der Mittellinie zu wachsen, und dadurch kommt die rückläufige Bewegung zustande. Ein Vergleich der Fig. 127 mit Fig. 125 auf S. 354 zeigt sofort, wie außerordentlich dieser Krümmungsvorgang in seiner Mechanik der thigmotropischen Bewegung bei Ranken gleicht. Der einzige Unterschied zwischen Ranken und Tulpenblüten liegt darin, daß bei der Tulpe die Gegenreaktion der Unterseite beginnt, noch ehe das Wachstum der Oberseite in normale Bahnen gelangt ist. Es fehlt also der Wachstumsstillstand, den man zwischen den zwei Perioden *beschleunigten* Wachstums bei den Ranken beobachtet hat. Daß hierauf kein besonderer Nachdruck zu legen ist, zeigt das Verhalten von Crocus (Fig. 127 b), bei dem in der Tat der Wachstumsstillstand gerade wie bei den Ranken auftritt. Hier erfolgt eben die rückläufige Bewegung sehr viel später als bei Tulipa, etwa erst nach 3 Stunden.

Vergleich mit Ranken. Die Aehnlichkeit, die zwischen den thermonastischen Blütenbewegungen und den Rankenbewegungen besteht, wird noch sehr erhöht, wenn man das Verhalten beider Organe unter Umständen, die ihnen eine Krümmung *nicht* gestatten, beobachtet. Wiedersheim[3]) konnte an Blütenblättern, die mechanisch an der Krümmung gehindert waren, dieselben zwei sukzessiven, durch einen Stillstand getrennten Wachstumsbeschleunigungen feststellen, wie Fitting bei entsprechend behandelten Ranken (vgl. S. 355). Man wird daraus schließen müssen, daß auch bei den Blüten die rück-

3) Wiedersheim 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 230.

läufige Bewegung nicht nur nach einer realisierten, sondern auch nach einer angestrebten Krümmung erfolgt. Eine weitere Analogie mit den Rankenbewegungen zeigt sich ferner darin, daß auch während der Reizbewegung der Blüten, sowohl während der Einkrümmung wie während der Rückkrümmung, jederzeit durch Temperaturerhöhung ein neuer Reiz ausgelöst wird; es findet also eine Reizgewöhnung gar nicht oder nur ganz allmählich statt, und tatsächlich kann man durch eine geeignete Steigerung der Temperatur die Oeffnungsbewegung stundenlang im Gang erhalten[4]).

Die Aehnlichkeit zwischen Ranken und thermonastischen Blüten wird aber schließlich noch ganz besonders vergrößert durch den von Correns[5]) erbrachten Nachweis, daß die Ranken nach einer plötzlichen Veränderung der Temperatur (Abkühlung oder Erwärmung) ganz die gleichen Krümmungen ausführen, wie nach einem Kontaktreiz; nach Fitting[6]) ist dabei die Wachstumsmechanik die

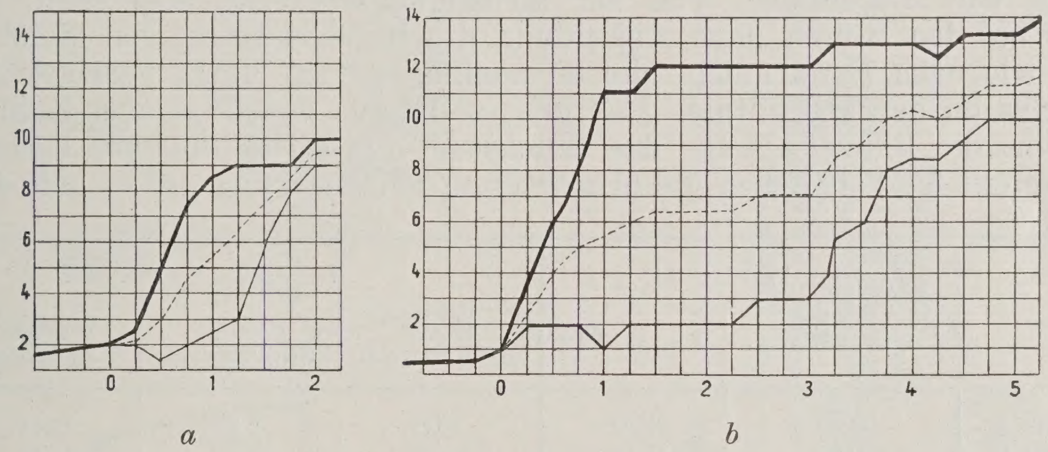


Fig. 127. Wachstum thermonastisch gereizter Blüten nach Wiedersheim[3]). Prozentisches Wachstum der Oberseite (dicke Linie), der Unterseite (dünne Linie) und der Mittellinie (punktiert). *a* Von Tulpe Duc van Toll nach Ueberführung von 7,5° C in 26° C. *b* Von Crocus nach Ueberführung von 9,3° C in 20,8° C. — Die Abszisse gibt die Zeit in Stunden vom Beginn der Reizung. Die Ordinate gibt Teilstriche.

gleiche wie bei der Kontaktkrümmung. Diese Empfindlichkeit auf einen von der Berührung so verschiedenen Reiz ist um so auffallender, als die verschiedenen mechanischen Beeinflussungen, wie wir gesehen haben, von den Ranken so scharf unterschieden werden. Im übrigen verhalten sich die Ranken — auch die ausgesprochen einseitig haptotropisch empfindlichen — auf Kontaktreiz doch immer ausgesprochen tropistisch, auf Wärmereiz (und ebenso auf chemischen Reiz, Verwundungsreiz) dagegen nastisch. Es tritt nämlich auf Erwärmung wie auf Abkühlung die Einkrümmung immer in gleicher Richtung ein[5]), stets wird die Unterseite konkav, indem sich die Ranke, von der Spitze aus beginnend, einrollt. Dieser Erfolg zeigt sich sowohl, wenn die Temperatur der Ranke durch Wärmeleitung allseits gleich verändert wird, als auch dann, wenn einseitige Strahlung die Ranke von einer beliebigen Seite aus trifft. Man muß also annehmen, daß jede Erwärmung an allen

4) Jost 1898 Jahrb. wiss. Bot. **31** 345.
5) Correns 1896 Bot. Ztg. **54** 1.
6) Fitting 1903 Jahrb. wiss. Bot. **38** 545.

Punkten der Ranke die gleiche Temperaturerhöhung hervorruft; dann ist aber der Erfolg, die bestimmt und stets gleich gerichtete Krümmung, durch die physiologische Dorsiventralität der Ranke bedingt. Dabei ist in hohem Grade auffallend, daß auch die bei Kontaktreiz allseits haptotropisch empfindlichen Ranken auf Wärmereiz immer nur die Unterseite konkav werden lassen. Das beweist, daß auch diese Ranken eine gewisse Dorsiventralität besitzen.

Ueber all diesen Analogien darf man aber die Unterschiede nicht vergessen, die zwischen Ranken- und Blütenbewegungen bestehen. Diese treten uns deutlich vor Augen, wenn wir die Wirkung einer Abkühlung auf die Perigonblätter betrachten. Abkühlung wirkt nämlich bei Blüten gerade umgekehrt wie Erwärmung, sie fördert das Wachstum der Perigonunterseite und führt so zum Schluß der Blüte. Bei Ranken aber, selbst bei den sogenannten allseits haptotropisch empfindlichen, bewirkt Temperaturerhöhung die gleiche Einkrümmung wie Abkühlung. Von der Krümmungsrichtung abgesehen, ist aber bei den Blüten nach Abkühlung die Reizbewegung von gleicher Art wie nach Erwärmung; die Krümmung erfolgt unter verstärktem Wachstum der Mittellinie. Das geht z. B. aus den folgenden Zahlen hervor, die Pfeffer[7]) für das Wachstum der Mittellinie von Crocus mitgeteilt hat; sie geben die prozentische Verlängerung pro Stunde an.

	In 17—18° C		In 7—7½° C		
	4 p. m.—9 a. m.	9 a. m.—12	Erste halbe Stunde	Zweite halbe Stunde	Weitere 3 Stunden
Crocus 1	0,64	0,70	4,65	1.87	0,41
Crocus 2	0,67	0,74	6,21	3,27	0,34

Ob bei fernerhin konstanter niedriger Temperatur eine Oeffnungsbewegung, also eine autotropische Gegenwirkung eintritt, ist nicht bekannt; ihre Existenz ist aber sehr wahrscheinlich.

Blicken wir zurück, so haben wir konstatiert, daß der Akt des Temperaturwechsels das mittlere Wachstum der Perigonblätter ganz bedeutend über die Größe treibt, welche es bei Konstanz der betreffenden Temperatur auf die Dauer besitzt. Es kann sogar eine Temperatur, die so hoch oder so niedrig ist, daß sie auf die Dauer das Wachstum sistiert, im Moment der Einwirkung doch eine Wachstumsbeschleunigung bewirken[8]). Diese Beschleunigung erfolgt einseitig und zwar, je nachdem es sich um Abnahme oder Zunahme der Temperatur handelt, auf der Unter- oder auf der Oberseite des Perigons. Bei starken Reizen geht sie über ihr Ziel — die neue Gleichgewichtslage — hinaus, und dann wird sie durch eine zweite, auf der Gegenseite einsetzende Zuwachsbewegung zurückreguliert.

Nyktinastische Blüten. Blüten wie die von Crocus und Tulipa können in der Natur im Laufe eines Tages mehrfach geöffnet oder geschlossen gefunden werden. Die Blüten und die Blütenteile von Anemone nemorosa dürften ihnen anzuschließen sein[9]). Die große Mehrzahl der Blüten aber, die nicht auf die oft starken Schwankungen

7) Pfeffer 1875 Periodische Bewegungen. Leipzig.

8) Burgerstein 1902 Bewegungserscheinungen der Perigonblätter von Tulipa und Crocus. Jahresber. Erzherzog-Rainer-Gymnasium, Wien.

9) Lundegårdh 1916 Jahrb. 57 80.

unterworfene Temperatur reagieren, sondern vom Lichtwechsel allein oder von Licht und Temperatur beherrscht werden, zeigen ihre Oeffnung wie ihren Schluß mehr oder minder fest an eine gewisse Tageszeit gebunden; so konnte LINNÉ seine „Blumenuhr" herstellen, die freilich von meteorologischen Verhältnissen weitgehend verändert wird und deshalb keinen Anspruch auf irgendwelche Genauigkeit macht. — Wir haben zunächst solche Blüten zu unterscheiden, die sich mehrfach öffnen und schließen, daneben andere, die nur eine einmalige Oeffnung erfahren, auf die dann Absterben erfolgt. Zweitens können wir die Blüten in zwei Kategorien bringen, die freilich nicht scharf voneinander getrennt sind: die Tagblüher und die Nachtblüher. Erstere öffnen ihre Blüten zumeist in den ersten Tagesstunden, eventuell schon vor Sonnenaufgang, letztere blühen am Abend oder gar erst in der Nacht auf. Typische Nachtblüher sind die „Königin der Nacht" (Cereus grandiflorus), die Nachtkerze (Oenothera), manche Nelken- und Tabakgewächse. Typische

a *b*

Fig. 128. Amarantus Blitum. *a* In Tagstellung. *b* Nach Verdunklung. $^1/_3$ nat. Gr.

Tagblüher sind die Oxalisarten und die Compositenköpfchen. Viele Tagblüher schließen sich dann mit Verringerung des Lichtes, also gegen Abend, während Nachtblüher durch Zunahme der Beleuchtung zum Schluß gezwungen werden.

In der Regel aber begegnen wir bei diesen Blüten nicht nur solchen einfachen Wirkungen eines Lichtwechsels. Vielmehr hat namentlich OLTMANNS[10]) gezeigt, daß auch durch das Licht ein Schließen, durch die Verdunklung ein Oeffnen der Blüten herbeigeführt werden kann. Während bei der ersten Wirkung des Beleuchtungswechsels es sich offenbar um die Reizwirkung des Uebergangs handelt, sprechen wir jetzt von einer Reizwirkung, die durch die lange Dauer oder die hohe Intensität des Reizes, vielleicht auch — was noch näher zu untersuchen wäre — durch die „Reizmenge" bedingt ist. Den „Lichtschluß" sieht man besonders deutlich bei manchen Compositen, z. B. bei Tragopogon, die „Dunkelöffnung" bei den Nachtblühern. Aber auch in den Fällen, wo das

10) OLTMANNS 1895 Bot. Ztg. 53 31.

Licht nicht direkt zum Schließen führt oder die Dunkelheit zum Oeffnen, da bemerkt man doch, daß längere Beleuchtung sehr zum Schließen nach Verdunklung, lange Verdunklung zum Oeffnen nach Beleuchtung prädisponiert.

Aller Wahrscheinlichkeit nach vollziehen sich diese photonastischen Bewegungen der Blüten in gleicher Weise wie die thermonastischen, d. h. also unter Wachstumsbeschleunigung der einen Seite, bei gleichzeitiger Steigerung des Gesamtwachstums.

Laubblätter. Nyktinastische Wachstumsbewegungen finden sich ferner an einer großen Anzahl von Laubblättern bei Pflanzen der verschiedensten Familien, z. B. Alsineen, Compositen, Solaneen, Balsaminaceen etc.[11]). Die in der Regel ungeteilten Blätter sind bei Tag ungefähr horizontal ausgebreitet und stellen am Abend durch eine Krümmung im Blattstiel oder an der Basis der Blattlamina ihre Fläche lotrecht. Dabei tritt entweder eine Senkung der Blätter am Abend ein (Amarantus, Fig. 128, Impatiens, Polygonum convolvulus, Sida Napaea) oder eine Erhebung, die mit einem Anpressen an die Knospe verbunden ist (Chenopodium, Brassica, Polygonum aviculare, Stellaria, Linum). Daß die Ursache dieser Bewegungen im Lichtwechsel liegt, läßt sich für manche Blätter sehr leicht nachweisen; bei Impatiens z. B. kann man mitten am Tag durch eine Verdunklung eine ganz beträchtliche Senkung erzielen. Erhellung soll hier nach PFEFFER[12]) nicht wie bei den eben erwähnten Blüten den umgekehrten Effekt haben wie Verdunklung, sondern sie soll ebenfalls zu einer Senkung führen; freilich wäre dann hier die Reaktionszeit eine sehr große, so daß die Wirkung der morgendlichen Beleuchtung sich erst am Abend geltend machen soll, wo sie von der Verdunklung unterstützt wird. Ob es Laubblätter gibt, die sich genau wie die Oxalis- oder Compositenblüten verhalten, wissen wir nicht — auch ist noch nicht näher untersucht, ob, wie bei Tulpe und Crocus, auch Temperaturschwankungen die nyktinastischen Wachstumsbewegungen von Laubblättern hervorrufen können.

Ueber die Mechanik der Krümmung wissen wir durch die Messungen PFEFFERS[7]) und WIEDERSHEIMS[3]) Bescheid. Die Wachstumsverteilung entspricht völlig der bei thermonastischen Blüten. Bei Impatiens parviflora z. B. folgt einer Verdunkelung des Blattes um die Mittagszeit eine starke Wachstumsbeschleunigung der Oberseite. Nach einem Wachstumsstillstand kommt dann ungefähr 2 Stunden nach Beginn der Verdunklung eine Beschleunigung der Unterseite. Hat das Wachstum der Oberseite das Blatt in eine gesenkte Lage gebracht, so hebt es sich jetzt wieder durch das Wachstum der Unterseite, ohne indes die Lichtstellung wieder ganz zu erreichen. Daß beide Bewegungen mit einer Wachstumsbeschleunigung der Mittelzone verbunden sind, bedarf kaum noch der Erwähnung.

Die bisher genannten nyktinastischen Laubblätter führen ihre Schwingungen nur so lange aus, als sie wachsen. Die Amplitude der Bewegungen nimmt mit dem Alter des Blattes naturgemäß ab. Andere Blätter behalten die nyktinastischen Bewegungen auch im aus-

---

11) BATALIN 1873 Flora **56** 450.

12) PFEFFER 1907 Unters. über d. Entstehung d. Schlafbeweg. d. Blattorg. Abh. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss. **30** 259.

gewachsenen Zustande bei; wie zu erwarten, sind das die durch den Besitz von „Gelenken" ausgezeichneten. Die besondere Befähigung zu Variationsbewegungen haben wir ja schon bei der Besprechung von Photo- und Geotropismus bei den Gelenken kennen gelernt. Nicht alle, aber doch die meisten gelenkführenden Blätter machen nyktinastische Bewegungen; so zahllose Leguminosen, viele Oxalideen und Marantaceen, einzelne Euphorbiaceen (Phyllanthus), Zygophylleen (Porliera), Hydropteriden (Marsilea) u. v. a.[13]). In den meisten Fällen ist bei der Ausführung der Bewegung nicht nur ein Gelenk, sondern es sind mehrere tätig; bei einem doppelt gefiederten Blatt z. B. findet sich eines an der Basis des Blattstieles, je eines an den Basen der sekundären Blattstiele und wiederum je eines am Grunde der einzelnen Blättchen. Wenn diese alle zusammenwirken, so macht das Blatt eine komplizierte Bewegung durch. Bei Mimosa pudica z. B. bildet in Tagstellung der Hauptblattstiel mit dem Stengel nach aufwärts einen spitzen Winkel von etwa 60°; sekundäre Blattstiele sind zwei Paare vorhanden, von denen das basale ungefähr rechtwinklig vom Primärstiel abspreizt, während die beiden apikalen, nach vorn zusammenneigend, etwa einen Winkel von 90° miteinander bilden; die Blättchen endlich stehen horizontal ausgebreitet und bilden in ihrer Ausbreitungsebene Winkel von 90° mit den sekundären Blattstielen. Ganz anders sieht das Blatt in der Nachtstellung aus: der Primärblattstiel hat sich um 80—100° abwärts gesenkt. Die 4 sekundären Stiele haben sich vorwärts bewegt, so daß sie untereinander parallel in der Verlängerung des Hauptblattstieles stehen. Die Blättchen haben sich aufwärts bewegt und berühren sich paarweise mit ihren Oberseiten; sie haben aber gleichzeitig eine kleine Drehung erfahren und bilden jetzt nach vorn einen spitzen Winkel mit dem Sekundärstiel; die basalen decken dabei die apikalen dachziegelartig. Ein ungefähres Bild der Tag- und Nachtstellung gibt Fig. 136: S. 385. Bei den meisten Pflanzen treten nur die Bewegungen derjenigen Gelenke deutlich hervor,

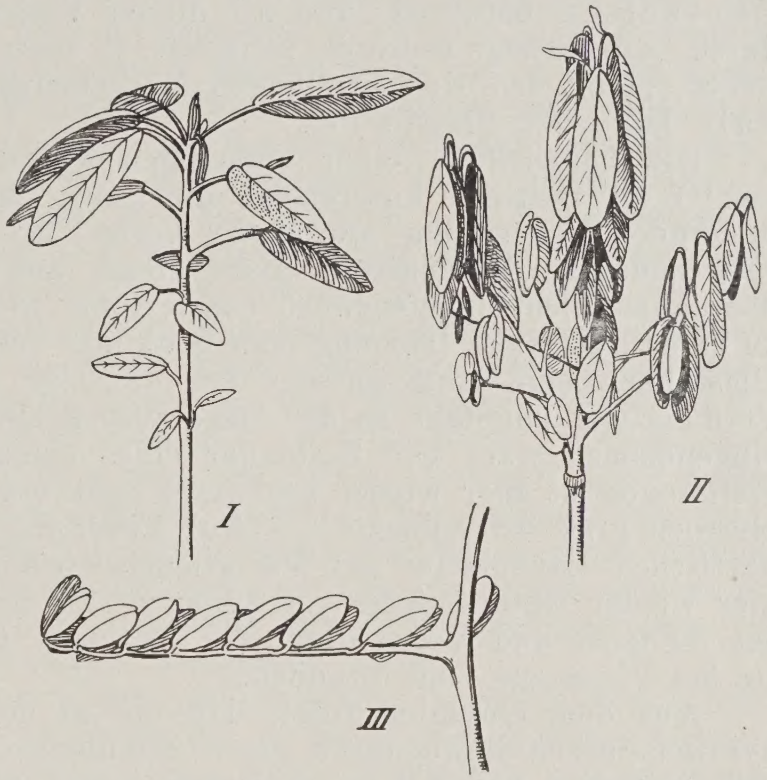


Fig. 129. *I* Desmodium gyrans in Tagstellung. *II* Dasselbe in Nachtstellung. *III* Coronilla rosea in Schlafstellung. Nach DARWIN, Bewegungsvermögen (1881).

13) HANSGIRG 1893 Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. S. 131. Prag. GOEBEL 1920 Die Entfaltungsbewegungen. Jena.

die unmittelbar die Blättchen tragen; es können die Blättchen dann bei Nacht nach oben gewendet werden, wie bei Mimosa, oder nach unten, wie bei vielen anderen Pflanzen. Ganz ähnlich wie bei der Mimose verhalten sich die Blättchen bei Albizzia, bei Hippocrepis, auch bei Coronilla (Fig. 129 *III*); nur legen sie sich im letzteren Fall nach rückwärts anstatt nach vorwärts zusammen. Bei Trifolium wird das Endblättchen einfach gehoben, die Seitenblättchen heben sich und drehen sich dabei um 90°. — Eine einfache Abwärtskrümmung im Gelenk finden wir bei Robinia, Amicia, Phaseolus und bei Desmodium gyrans (Fig. 129 *I* und *II*); bei Phyllanthus tritt zu der Krümmung nach unten noch eine Drehung hinzu, so daß sich in der Nachtstellung die Blättchen eines Paares mit den Oberseiten berühren. Bei all diesen Verschiedenheiten, die sich durch Anführung weiterer Beispiele[13]) noch beträchtlich steigern ließen, bleibt den Nachtstellungen als gemeinsamer Zug die vertikale Lage der Blattfläche.

Die Einwirkung einer einmaligen Verdunklung hat Pfeffer[12]) an Blättern untersucht, die zuvor längere Zeit einer andauernden Beleuchtung ausgesetzt waren (vgl. S. 376); sie fällt bei verschiedenen Laubblättern nicht gleich aus. Während Phaseolus überhaupt nicht nennenswert reagiert[14]), werden andere Pflanzen zu einer Bewegung (Hebung oder Senkung) veranlaßt, die unter allen Umständen eine transitorische ist, die also auch bei andauernder Verdunklung ungefähr zu der Lage zurückführt, die zuvor am Licht eingenommen war. Die Zeitdauer eines einzigen solchen Hin- und Herganges ist aber wieder spezifisch ganz verschieden; sie ist z. B. ziemlich groß bei Albizzia. — Auf Erhellung reagieren alle nyktinastischen Laubblätter mit Variationsbewegung, doch bestehen auch hier wieder Unterschiede, vor allem in der Reaktionszeit. Während bei Albizzia und Verwandten die Reaktion rasch eintritt, braucht sie bei Phaseolus viele Stunden.

Aus dem Gesagten folgt, daß die in der Natur ausgeführten nyktinastischen Bewegungen ganz verschiedene Ursachen haben. Bei den Blättchen von Albizzia, Mimosa und Oxalis ist Erhellung und Verdunklung in gleicher Weise an ihrem Zustandekommen beteiligt, während bei Phaseolus die abendliche Senkung des Blattes und bei Mimosa die abendliche Senkung des primären Blattstiels lediglich eine spät eintretende Folge der Beleuchtung am Morgen darstellt. Zwischen den beiden zuletzt genannten Pflanzen besteht dann noch ein Unterschied insofern, als bei Phaseolus, wie bemerkt, die Verdunklung am Abend ganz ohne Einfluß ist, während sie bei Mimosa der angestrebten Senkung entgegenarbeitet. Für Mimosa verdient noch hervorgehoben zu werden, daß der Blattstiel und die Blättchen auf den gleichen Reiz ganz verschieden reagieren. —

Wie zu erwarten, fehlt den durch Gelenke beweglichen Blättern auch das Reaktionsvermögen auf Temperaturänderungen nicht: es ist indes nicht überall so leicht nachzuweisen wie bei Oxalis[15]). Wenn es aber wie bei Mimosa, Albizzia lophantha und Phaseolus multiflorus gelingt, gut reagierende etiolierte Blätter bei Ausschluß

14) So nach Pfeffer 1907 S. 351 (zit. in 12). Lepeschkin 1907 (Beih. Bot. Cbl. **24** I 308) findet nach Verdunklung eine Senkung, ohne diese Differenz gegen Pfeffers Angaben hervorzuheben.

15) Brenner 1916 Svensk. Bot. Tidskr. **10** 374.

von Licht zu erzielen, so macht der Nachweis von Bewegungen nach Temperaturschwankungen keine Schwierigkeiten; es läßt sich vielmehr zeigen[16]), daß eine Zunahme der Temperatur wie eine Zunahme der Beleuchtung, Abkühlung wie Verdunklung wirkt. Die Sache kompliziert sich jedoch dadurch, daß eine rasche Temperatursteigerung, bei der es auch auf die absolute Höhe der Temperatur ankommt (ca. 30° C)[17]), ebenfalls zum „Schließen" der Blättchen führt. Es fragt sich nun, ob dieses Schließen durch rasche Erwärmung wirklich identisch mit dem Schließen durch Abkühlung oder Verdunklung ist, oder ob es nur äußerlich damit übereinstimmt. Daß das letztere der Fall sein dürfte, lehren uns Pflanzen wie Robinia und Phaseolus, die auf starke Erwärmung hin nicht der Schlafstellung sich nähern, sondern durch fortgesetzte Erhebung der Blättchen Stellungen gewinnen, die den in zu intensivem Licht auftretenden gleichen. Wir haben diese auf S. 308 speziell bei Robinia besprochen und als phototropische Reaktion gedeutet; es soll aber hier nicht unerwähnt bleiben, daß manchmal diese „Profilstellung" bei Robinia im Freien nicht die Beziehungen zum Licht aufweist, die sie als phototropische Reaktion haben müßte, so daß wir vermuten, die „Profilstellung" von Robinia sei vielleicht von der Lichtrichtung ganz unabhängig und nur die Folge einer zu hohen Temperatur oder einer zu hohen Lichtintensität. Nach den Untersuchungen von Kosanin[17]) kann an der Richtigkeit dieser Auffassung kein Zweifel mehr bestehen. — Der durch Wärme oder Licht herbeigeführte Zustand wird als „Tagesschlaf" bezeichnet; eine entsprechende Erscheinung ist zwar bei den Laubblättern ohne Gelenk anscheinend nicht beobachtet, wohl aber bei manchen Blüten (vgl. S. 367). Wie dort, so verdient auch hier die Frage untersucht zu werden, ob die Lichtmenge und die Wärmemenge oder ob vor allem die Intensitäten maßgebend sind.

Fragen wir nun nach den mechanischen Ursachen der nyktinastischen Bewegungen an Gelenken, so haben wir zunächst hervorzuheben, daß die Krümmung ohne jedes Wachstum erfolgt, denn nach Ausführung zweier entgegengesetzter Bewegungen hat das Gelenk sich absolut nicht verlängert[7]). Wir haben es also hier nicht mit Nutationsbewegungen, sondern mit Variationsbewegungen zu tun. In jugendlichen Gelenken findet freilich auch Wachstum statt. Eine Längenänderung der einen Gelenkhälfte durch osmotische Wirkung könnte nun ebensogut durch Veränderung des Turgordruckes, wie durch Veränderung der Festigkeit der Zellwand zustande kommen. Tatsächlich kommt aber eine Veränderung der elastischen Eigenschaften der Zellhaut nicht in Betracht[18]), und es bleibt somit nur zu erörtern, welche Aenderungen im Turgordruck in beiden Gelenkhälften eine Krümmung nach sich ziehen können. Sicheres ist nicht bekannt; folgende Möglichkeiten liegen vor:

1) Der Turgordruck steigt in der konvex werdenden Gelenkhälfte.
2) Er sinkt in der konkav werdenden.
3) Beides tritt zugleich ein.

---

16) Jost 1898 Jahrb. wiss. Bot. 31 345. Pfeffer 1915 Abh. Kgl. sächs. Akad. d. Wiss. Fig. 25 A—B.

17) Kosanin 1905 Einfl. von Temp. u. Aetherdampf auf die Lage der Laubblätter. Diss. Leipzig.

18) Lepeschkin 1909 Beih. Bot. Cbl. 24 I 317.

4) In beiden Hälften tritt eine gleichsinnige, aber ungleich große Veränderung des Turgordruckes ein.

5) Die gleichsinnige Veränderung erfolgt in beiden Hälften ungleich schnell, erreicht aber schließlich denselben Wert. Wenn letzteres eingetreten ist, muß also das Gelenk wieder geradegestreckt sein.

Als Mittel, um zwischen diesen Möglichkeiten eine Entscheidung herbeizuführen, bot sich zunächst die Untersuchung der Biegungsfähigkeit. Schon Brücke[19]) hat gezeigt, daß in den Gelenken nach Verdunklung die Biegungsfähigkeit vermindert wird. Er benutzte zu ihrer Bestimmung einfach das statische Moment des Blattes und verfuhr z. B. für das Primärgelenk der Mimose folgendermaßen: Er neigte eine Pflanze vorsichtig so lange, bis ein bestimmter Blattstiel horizontal stand, also bis das Blattgewicht den maximalen Druck auf das Primärgelenk ausübte; dann wurde der Winkel des Blattstieles mit dem Stamm gemessen (α). Nun wurde die Pflanze um etwa 180° gedreht und, wenn der Blattstiel wieder horizontal stand, abermals der Winkel (α') mit dem Stamm gemessen. Die Differenz dieser Winkel ($\alpha-\alpha'$) gibt nun ein Maß für die Biegungsfähigkeit des Gelenkes, denn mit der Abnahme der Biegungsfähigkeit nimmt diese Differenz ab. Brücke fand in zwei Versuchen mit der Mimose diese Winkeldifferenz am Abend ebenso groß wie am Morgen oder am Nachmittag, in zwei anderen Versuchen aber beträchtlich kleiner (12° statt 21° und 15° statt 27°). Pfeffer[7]) fand bei Phaseolus am Tageslicht 18—20°, im Dunkeln 9—10° und konstatierte auch bei vielen anderen Pflanzen eine abendliche Abnahme der Biegungsfähigkeit. — Daß die Abnahme der Biegungsfähigkeit eine regelmäßige Erscheinung bei der Einnahme der Nachtstellung ist, wurde zunächst von Schwendener geleugnet. Später hat auch Wiedersheim einzelne Erfahrungen gemacht, die dagegen sprechen, und schließlich gab Pfeffer zu, daß zweifellos die Nachtstellung ohne solche Aenderung der Biegungsfähigkeit zustande kommen kann[20]). Man wird sich vorstellen dürfen, daß die allgemein am Abend eintretende Zunahme der Gewebespannung, die ihrerseits eine Folge der Transpirationsverminderung sein dürfte, sich auch in den Gelenken geltend macht, ohne daß sie gerade nötig ist für das Eintreten der Schlafstellung. — Eine bestimmte Schlußfolgerung über die Mechanik der Gelenkbewegung läßt sich zurzeit aus den mehr negativen Ergebnissen dieser Untersuchungen nicht ziehen.

Aehnlich steht es mit einer zweiten Methode der Untersuchung, von der man eine Zeitlang einen bestimmten Aufschluß erwartet hatte. Pfeffer entfernte an einem Primärblatt von Phaseolus die obere Hälfte des Gelenkes, an einem anderen die untere Hälfte, und er befestigte dann die Blätter an einem geeigneten Dynamometer, an dem die Druckwirkung des sich expandierenden Gelenkes abzulesen war. Das Resultat, zu dem diese Versuche führten, war ein sehr bemerkenswertes: es reagierten nämlich beide Gelenkhälften ganz gleich; auf Verdunklung fand Expansion, auf Erhellung Kontraktion in jeder Gelenkhälfte statt. Die Bewegungen, die ein Blatt mit nur einer Gelenkhälfte ausführt, fallen demgemäß der Richtung nach gerade entgegengesetzt aus, je nachdem die obere oder untere Hälfte des Gelenkes erhalten ist. Ein Blatt mit oberer Gelenkhälfte wird sich bei Verdunklung senken, bei Erhellung heben; ein Blatt mit unterer Gelenkhälfte muß sich im Dunkeln heben, am Licht senken. Auch diese Versuche waren von anderer Seite mit entgegengesetztem Erfolg wiederholt worden[21]). Allein Wiedersheim[20]) zeigte, daß, wenn die Operation richtig ausgeführt wird, sie in den meisten Fällen zu dem Resultat führt, das Pfeffer erhalten hat. Lepeschkin[18]) hat das später bestätigt. — Aus den Ergebnissen dieser Versuche hatte Pfeffer geglaubt, den Schluß ziehen zu dürfen, daß die fünfte der oben genannten Möglichkeiten zutreffe, d. h. daß bei der Schlafstellung eine Zunahme des Turgordruckes in beiden Gelenkhälften eintrete, in der oberen jedoch schneller. Es wäre demnach nicht nur die Schlafstellung selbst, sondern auch die früher oder später dieser folgende Gegenreaktion durch die Verdunklung direkt bedingt. — Wenn wirklich eine derartige Veränderung in den Gelenken stattfände, so könnte sie nur unter Abnahme der Biegungsfähigkeit eintreten. Da aber eine solche nach den neueren Erfahrungen nicht immer eintritt, so verließ Pfeffer später seine erste Erklärung, und gab zu, daß die nyktinastischen

---

19) Brücke 1848 Arch. f. Anat. u. Physiol. (Ostwalds Klassiker No. 95.)

20) Schwendener 1898 Sitzber. Berlin 176. Wiedersheim 1904 Jahrb. wiss. Bot. **40** 230. Pfeffer 1911 Abh. Kgl. Ges. Leipzig **32** 163.

21) Schwendener 1898 zit. in 20. Jost zit. in 16.

Bewegungen normaler[22]) Gelenke dadurch zustande kommen können, daß die Expansionskraft in den antagonistischen Gelenkhälften sich in entgegengesetztem Sinne ändert. Das hatten andere Autoren schon früher vermutet.

Lepeschkin aber, der, wie erwähnt, die Pfefferschen Resektionsversuche bestätigt hat, schließt aus seinen Untersuchungen auf eine Zunahme des Turgordruckes, die bei Verdunklung in beiden Gelenkhälften ungleich stark erfolgen soll. Da dieser Autor zugleich eine Erklärung für die Zunahme des Turgordruckes bei Verdunklung gibt, so müssen wir auf seine Ausführungen etwas näher eingehen. Lepeschkin geht von der Tatsache aus, die von ihm selbst und von Tröndle[23]) entdeckt worden ist, daß das Licht die Permeabilität des Protoplasmas für gewisse Salze, z. B. für Salpeter, beträchtlich steigert. Er zeigt, daß das auch in den Gelenken photonastischer Pflanzen der Fall ist und daß auch umgekehrt durch Verdunklung eine Abnahme der Plasmapermeabilität nachzuweisen ist. Mit diesen Aenderungen der Permeabilität bringt er dann die Aenderungen des Turgordruckes in Zusammenhang: er nimmt an, daß eine Vergrößerung der Permeabilität eine Abnahme, eine Verkleinerung eine Zunahme des Turgordruckes bedinge. Auf Grund von Beobachtungen und Rechnungen, die hier im einzelnen nicht mitgeteilt werden können, kommt er dann z. B. für Phaseolus zu folgenden Werten des osmotischen Druckes (in Atmosphären):

		im Licht	im Dunkeln
Gelenkhälfte	oben	11,3	15,5
	unten	11,7	13,4

Wenn diese Werte sicher wären, dann könnte man nicht mehr daran zweifeln, daß Lepeschkins Auffassung bewiesen sei. Tatsächlich sind aber die an den Beobachtungen anzubringenden Korrekturen so groß und die Rechnungen so kompliziert, daß man die gute Uebereinstimmung der Resultate nicht begreift. Außerdem hat Pfeffer[20]) gegen die Erklärung Lepeschkins mit Recht eingewendet, daß zwar bei Zunahme der Permeabilität die Abnahme des Turgordruckes leicht verständlich sei, nicht aber umgekehrt auch die Turgorzunahme bei Permeabilitätsabnahme; denn im letzteren Fall müssen doch in der Umgebung der Zelle die vorher herausdiffundierten Stoffe einer Entfaltung des Turgordruckes entgegenwirken. — An dieser Stelle müssen wohl neue Untersuchungen einsetzen, denn es ist kaum zu bezweifeln, daß die beobachteten Permeabilitätsänderungen des Plasmas für die Erklärung der nyktinastischen Bewegungen von Wichtigkeit sind. Einstweilen aber müssen wir eingestehen, daß die Mechanik der nyktinastischen Gelenkbewegungen noch nicht aufgeklärt ist.

Bei Oxalis hat Pfeffer[7]) gefunden, daß die Tagesschlafstellung in der direkten Sonne mit einer Zunahme der Biegungsfähigkeit der Gelenke Hand in Hand geht, die durch Erschlaffung beider Gelenkhälften, jedoch stärkere Erschlaffung der konkav werdenden Hälfte zustande kommen soll. Es ist aber nicht recht wahrscheinlich, daß eine solche Zunahme der Biegungsfähigkeit allgemein und notwendig mit dem „Tagesschlaf" verbunden ist, denn Kosanin fand bei dem durch hohe Temperatur bedingten Tagesschlaf, wie überhaupt bei allen thermonastischen Bewegungen, keine Veränderung der Biegungsfähigkeit. Ob nun wirklich in diesem Punkte eine Differenz zwischen Photo- und Thermonastie besteht, das müssen weitere Untersuchungen aufdecken. Es wird zugleich Aufgabe derselben sein müssen, den Tagesschlaf schärfer, als das jetzt möglich ist, von der phototropischen Profilstellung zu unterscheiden. Es ist ja durchaus nicht ausgeschlossen, daß manche Profilstellungen auch durch Kombination von Phototropismus und Nyktinastie bedingt sind.

Hygronastie[23a]). Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei allen nyktinastischen Blättern, vor allem den Gelenkblättern, auch die Luftfeuchtigkeit Einfluß auf die Stellung hat. Sehr ausgesprochen sind solche nach Goebel bei Phyllanthus urinaria, die bei Ueberführung in trockene Luft sofort eine Schließbewegung macht; ferner bei Myriophyllum proserpinacoides, wo Wächter bei Zunahme der

---

22) In Resektionsversuchen können sich also abnorme Verhältnisse einstellen.

23) Tröndle 1910 Jahrb. wiss. Bot. **48** 171.

23a) Goebel 1916 Biol. Cbl. **36** 64. Wächter 1914 Jahrb. wiss. Bot. **53** 303. Brenner 1916 Svensk. bot. Tidskr. **10**. Faber 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 282. Ob auch die von Goebel hieher gerechneten Blattbewegungen bei Austrocknen des Bodens hygronastische Reizbewegungen sind, erscheint fraglich.

Feuchtigkeit eine Senkung der Blätter beobachtet hat; endlich hat Faber für Biophytum apodiscias rasche Variationsbewegungen auf Feuchtigkeitswechsel angegeben. Auch bei Oxalis haben Renner und schon früher andere Beobachter Senkung bei Zunahme der Luftfeuchtigkeit festgestellt. Ob andere Pflanzen mit Schlafbewegung stärker auf den Wechsel der Luftfeuchtigkeit ansprechen, verdient um so mehr Untersuchung, als einige von diesen als Wetterpropheten gelten.

Callisia macht nastische Bewegungen nicht bei Zunahme der Luftfeuchtigkeit, sondern wenn sie mit flüssigem Wasser in Berührung kommt.

Einfluß von Außenfaktoren. Zunächst ist an einen Einfluß der Schwerkraft zu denken und zu fragen, ob geotropische und nyktinastische Reize sich irgendwie kombinieren können. In der Tat, wenn wir uns überlegen, daß ein Blatt mit der Ausführung der Schlafbewegung in eine ganz andere Lage zur Schwere kommt, so liegt doch die Frage nahe genug, ob nicht die Schwerkraft bestrebt sei, es in die alte Lage zurückzubringen. Indes ist ein derartiger Einfluß der Schwerkraft bisher nicht nachgewiesen worden; wohl aber ein anderer. Schon Pfeffer[7]) fand an einer invers aufgestellten Bohne die Schlafbewegungen in Beziehung auf die Pflanze in ihrer Richtung umgekehrt, also in Beziehung auf die Schwerkraft gleich geblieben. Daraus könnte man wohl schließen, daß es sich in diesem Falle gar nicht um nyktinastische, sondern um geotropische Bewegungen handelt, daß die Pflanze infolge einer Verdunklung anders geotropisch reagiert als zuvor. Aehnliche Veränderungen der geotropischen Ruhelage sahen wir ja auch z. B. bei den Wurzeln und Rhizomen durch Beleuchtung eintreten. Man kann aber mit Pfeffer[24]) die Erscheinung auch anders erklären: der Einfluß der Schwerkraft kann darin bestehen, daß das an sich radiäre Gelenk durch sie erst dorsiventral wird. Diese Induktion aber ist bei Phaseolus eine sehr labile. Damit stimmt, daß, wie A. Fischer[25]) zeigte, die nyktinastischen Bewegungen dieser Pflanze auf dem Klinostaten rasch erlöschen. Das Auffallende aber ist, daß andere Pflanzen sich ganz anders verhalten. Amicia, Albizzia, Mimosa setzen nach Inversstellung die Schlafbewegungen in der bisherigen Weise fort. Bei ihnen wäre also die Dorsiventralität nicht labil, sondern stabil induziert. Dementsprechend gehen hier auch die Bewegungen auf dem Klinostaten weiter. Diese Erscheinungen verdienen indes schon aus dem Grund eine Nachuntersuchung, weil wir jetzt wissen, daß dorsiventrale Organe auf dem Klinostaten geotropische Krümmungen ausführen können.

Der typische Ausfall der nyktinastischen Bewegungen kann trotz fortdauernden normalen Lichtwechsels oft wesentlich verändert werden. Gegenwart gewisser Stoffe, vor allem von Gasen, kann die zu erwartende Reaktion oft geradezu in ihr Gegenteil umkehren. Man kann auch hier von „Stimmung“ und „Umstimmung“ sprechen. Auf Einzelheiten gehen wir nicht ein[26]).

---

24) Pfeffer 1904 Pflanzenphysiologie 2. Aufl. **2** 508. Leipzig.
25) A. Fischer 1890 Bot. Ztg. **48** 673.
26) Die kolloidchemische Deutung, die Suessenguth 1922 (Unters. über Variationsbewegungen von Blättern, Jena) für solche Umstimmungen durch CO_2, Anaesthetica, doch auch durch wässerige Lösungen von Elektrolyten gegeben hat, erscheint uns in hohem Grade willkürlich. Die Grundannahme, daß solche

Periodische Bewegungen. Bisher haben wir die Reaktionen studiert, die auf den einzelnen thermonastischen oder photonastischen Reiz ausgeführt werden. In der Natur wiederholen sich aber diese Reize mit einer gewissen Regelmäßigkeit, und so resultieren periodische Bewegungen. Wird nun aber eine Pflanze, die eine Zeitlang solche periodische Bewegungen ausgeführt hat, ins Dunkle gesetzt und bei konstanter Temperatur gehalten, so bemerkt man nicht selten eine Fortdauer der periodischen Bewegungen. Sehr deutlich sieht man das etwa an einer Mimose oder an Albizzia lophantha. Sie öffnet tagelang am Morgen ihre Blättchen und schließt sie am Abend ungefähr zur gleichen Zeit, wie die am Lichtwechsel befindlichen Pflanzen. Erst allmählich hören diese periodischen Bewegungen auf, denn es machen sich in einem dauernd verdunkelten Blatt Störungen geltend, die zuerst zu einer Aufhebung der Beweglichkeit, zur sog. Dunkelstarre[27]), endlich sogar zum Tod führen. Der Lichtmangel verursacht aber diesen Starrezustand nur indirekt; man kann auch bei voller Beleuchtung die Blätter von Mimosa unbeweglich machen, wenn man ihnen nur die Kohlensäure entzieht[28]). Andererseits können Blätter, die im Dunkeln erzogen worden sind, viel länger ohne Licht leben und sich bewegen, als solche, die am Licht heranwuchsen. Es bedingt also offenbar jede Funktionsstörung des Chlorophylls Schädigungen im Blatt, die zur Starre führen[29]).

Periodische Bewegungen unter konstanten Außenbedingungen, wie wir sie eben geschildert haben, treten uns auch an solchen Blättern entgegen, die ihre nyktinastischen Bewegungen durch Wachstum ausführen; so an den Laubblättern von Nicotiana und an manchen Blüten. Es fehlt aber andererseits auch nicht an Blattorganen, die entweder im Dunkeln nach kurzer Zeit bewegungslos werden (auch wenn sie noch bewegungsfähig sind), z. B. Tulpe, Robinia Pseudacacia, oder die im Dunkeln ganz unregelmäßige Bewegungen ausführen.

Die periodischen Bewegungen sind nun in mehrfacher Hinsicht von größtem Interesse. Zunächst machen sie uns klar, daß unsere bisherigen Studien über die einfachen nyktinastischen Bewegungen an einem sehr großen Mangel leiden. Wir können im

---

Stoffe die Quellung der Plasmakolloide fördern, steht ziemlich in der Luft, aber, wenn sie auch richtig sein sollte, so ist doch ihre Konsequenz für den Turgeszenzzustand wenig klar ausgesprochen, wenn z. B. S. 9 steht:

„Die primäre und vielfach nachgewiesene Wirkung einer Säure d. h. von H-Ionen in sehr geringer Konzentration ist die starke Quellung der vorhandenen Kolloide, in diesem Falle der hydrophilen Plasmakolloide. Es wird Wasser in die Zellen aufgenommen, und zwar, wie wir mit Pfeffer unterscheiden dürfen, einesteils als Quellungswasser, andernteils als Kapillarwasser. Der Turgor dürfte sich in allen Zellen erhöhen, während der osmotische Wert stark sinkt, und zwar zunächst infolge der Einsaugung von Wasser, vielleicht aber auch durch das intrazellulare Auftreten einer geringen Säuremenge."

Man frägt sich, wie eine Quellung des Protoplasmas den Turgor erhöht, während der osmotische Wert stark sinkt? Warum soll nicht das quellende Plasma zunächst gerade den Vakuolen Wasser entziehen und somit den Zellsaft konzentrieren?

Wir möchten gewiß nicht abraten, kolloidchemische Studien zu machen; aber es dürfte sich empfehlen, solche an einfacheren Objekten auszuführen und präziser zu behandeln.

27) Sachs 1863 Flora **46** 449.

28) Voechting 1891 Bot. Ztg. **49** 113.

29) Jost 1895 Jahrb. wiss. Bot. **27** 403.

Einzelfall nicht unterscheiden, was direkte Folge des einmaligen Reizes, was periodische Bewegung ist. Wenn sich auf Verdunklung am Abend die Schlafstellung schneller einstellt, als am Morgen, so begreifen wir das, weil ja auch ohne Reiz allein durch die periodische Bewegung der gleiche Erfolg eingetreten wäre; und wenn auf eine Verdunklung am Morgen die Schlafbewegung sich nur schwer erzielen läßt und schon nach kurzer Zeit einer Oeffnungsbewegung weicht, so dürfen wir diese rückgängige Bewegung keineswegs als Autotropismus auffassen, sondern müssen sie als durch die periodische Bewegung bedingt betrachten. Während im Dunkeln diese periodische Bewegung uns in größter Klarheit entgegentritt, kann sie durch kontinuierliche Beleuchtung wenigstens bei einigen Pflanzen allmählich ganz aufgehoben werden. So sah PFEFFER[7]) sowohl bei Albizzia lophantha wie bei Impatiens in ständiger Beleuchtung die periodischen Bewegungen immer schwächer werden, bis schließlich eine andauernde Tagstellung erreicht war (Fig. 130). Am Gelingen dieses Versuches war von vornherein kaum zu zweifeln, da uns SCHÜBELER[30]) schon berichtet hat, daß im hohen Norden Norwegens die periodischen Bewegungen im Hochsommer für längere Zeit verschwinden, um erst mit dem Wiederbeginn von Nächten zurückzukehren. — Wir fragen jetzt nach den Ursachen dieser periodischen Schwingungen von Blättern, die sich in Dunkelheit befinden. Die älteren Autoren waren der Ansicht, daß es sich um autonome Bewegungen handle, daß also die Pflanze eine 12-stündige Bewegungsrhythmik ererbt habe. Gegen diese Anschauung machte DE CANDOLLE[31]) geltend, daß man durch Beleuchtung während der Nacht und Verdunklung während des Tages den Bewegungsrhythmus einer Mimose um 12 Stunden verschieben kann. Der Erfolg dieses Versuches schloß aber die Möglichkeit nicht aus, daß es sich eben doch bei diesen Bewegungen um rein autonome handeln könne, die sich nur zeitlich den Außenbedingungen anzupassen vermögen. Zuerst BERT, dann PFEFFER[32]) konnten aber, wie bemerkt, diese Bewegungen wenigstens bei gewissen Pflanzen durch kontinuierliche Beleuchtung ganz unterdrücken. Solche bewegungslose Pflanzen sind aber nicht wie die im Dunkeln bewegungslos gewordenen starr, sondern sie reagieren auf Verdunklung mit typischer Nachtstellung. Das geht aus Fig. 130 hervor. Wird aber ein derartiges Blatt nach der Verdunklung dauernd weiter im Dunkeln gehalten, so bleibt es nicht in Nachtstellung, sondern macht eine geringe Anzahl von Schwingungen, die am besten aus der Fig. 131 zu entnehmen sind. Das Blatt ist nach der morgens 8 Uhr einsetzenden Verdunklung sofort in Schlafstellung gegangen, erhob sich aber aus dieser am Abend und erreichte um 11 Uhr nachts das Maximum der Tagstellung; alsbald begann wieder eine Schließbewegung, die am nächsten Tag, nachmittags 3 Uhr einer zweiten Oeffnungsbewegung wich; auf abermaliges Schließen folgte dann nochmaliges Oeffnen am 3. Tag vormittags 9 Uhr. Der Erfolg der einmaligen Verdunklung drückt sich also in etwa drei Schwingungen aus, die annähernd im Tagesrhythmus sich vollziehen. Es wäre wünschenswert, daß gerade der Erfolg einer einmaligen Verdunklung

30) SCHÜBELER 1873 Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania.
31) DE CANDOLLE 1806 Mém. prés. par div. savans 1 349.
32) BERT 1870 Mém. Soc. phys. Bordeaux S. 41. PFEFFER 1875 zit. in 7.

eines am Licht bewegungslos gewordenen Blattes neu geprüft würde; denn diese wichtige Frage ist in PFEFFERS Studien von 1907 (S. 318) nicht berührt worden, und doch bestehen mancherlei Bedenken[33])

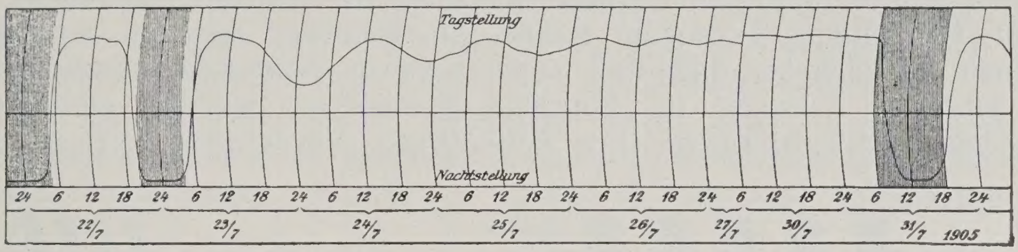


Fig. 130. Albizziablatt, das zunächst am Tageswechsel (Nacht schraffiert, Tag hell) normale Bewegungen macht, die dann bei kontinuierlicher Beleuchtung rasch ausklingen. Am 31. 7. erneute Verdunklung. Nach PFEFFER 1907.

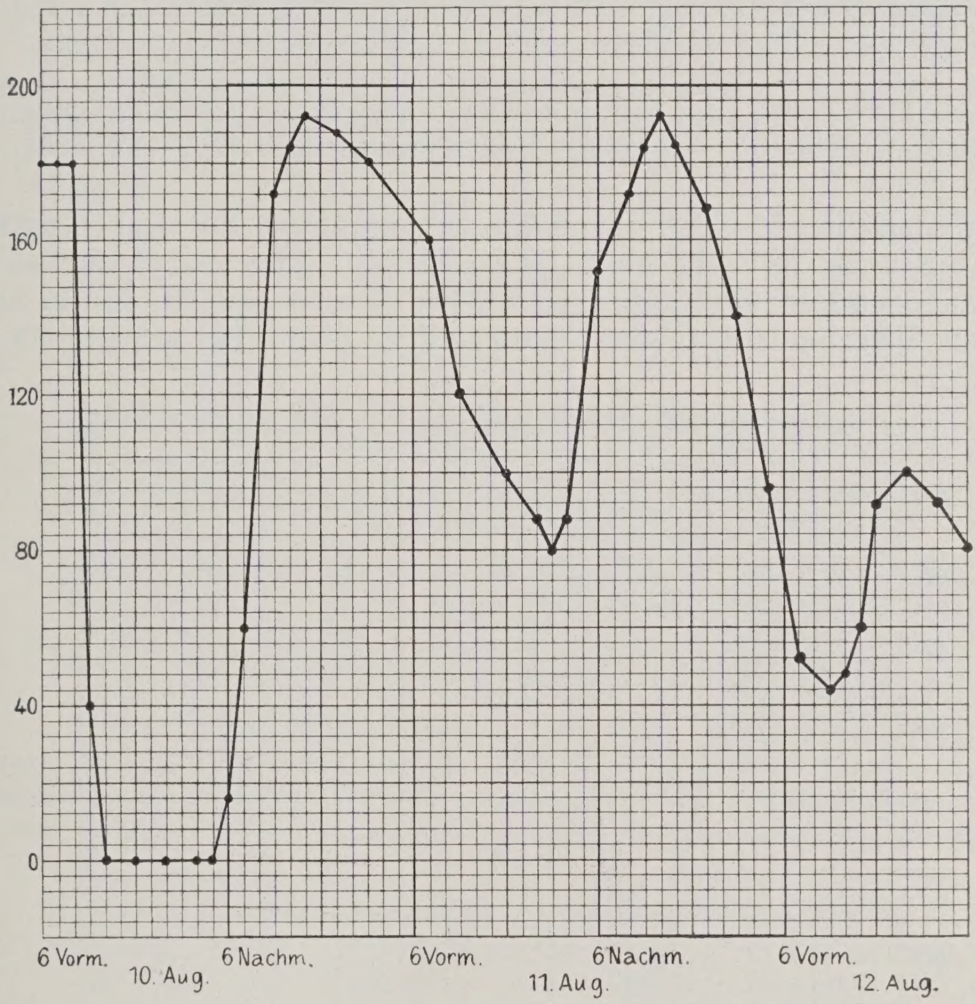


Fig. 131. Albizziablatt, dessen Bewegungen nach 4-tägiger kontinuierlicher Beleuchtung erloschen waren, wird am 10. August vorm. 8 Uhr verdunkelt und weiterhin dunkel gehalten. Nach PFEFFER 1875.

gegen die Richtigkeit der Deutung der Kurve Fig. 131. Jedenfalls ist in anderen Fällen, z. B. nach mehrfachem Lichtwechsel in 6-stündigem Rhythmus[34]) eine Nachschwingung mit 6-stündigem

33) SCHWENDENER (Sitzungsber. Berlin 1897 228 u. 1898 176) hat die mehrfachen Schwingungen nach einem Reiz bezweifelt; ebenso haben sie JOST (1898 zit. in 16) und PANTANELLI (1900 Atti Soc. der Naturalisti. Modena [4] **2**) bei Robinia vermißt.

34) PFEFFER 1907 (zit. in Anm. 12), Fig. 15 = unsere Fig. 132.

Rhythmus höchstens andeutungsweise zu sehen (Fig. 132), und eine einstündige Verdunklung hat nach Rückkehr zur Beleuchtung durchaus keine Nachschwingung ergeben[35]).

Es könnte also sehr wohl sein, daß die Nachschwingungen der Figur 131 andere Ursachen haben, als Pfeffer annahm, so wie er ja auch hervorhebt, daß die tagelangen Nachschwingungen, die von anderen Autoren im Dunkeln beobachtet worden sind, etwa Temperaturschwankungen ihre Entstehung verdanken. Nimmt man

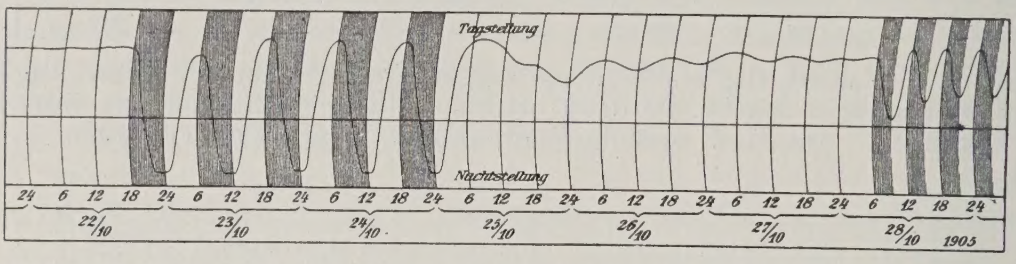


Fig. 132. Albizzia lophanta in kontinuierlicher Beleuchtung bis 22. 10. 6 Uhr abends. Dann 6 : 6 Stunden hell und dunkel; darauf 25. 10.–28. 10. kontinuierlich beleuchtet, endlich 3 : 3-stündiger Beleuchtungswechsel. Nach Pfeffer, 1907.

aber an, daß in der Tat bei Albizzia lophantha der nyktinastische Einzelreiz nicht nur ein einmaliges Oeffnen oder ein Schließen zur Folge hat, sondern eine ganze Reihe von Schwingungen, die in einem gewissen Rhythmus erfolgen, dann würde man die tatsächlich von

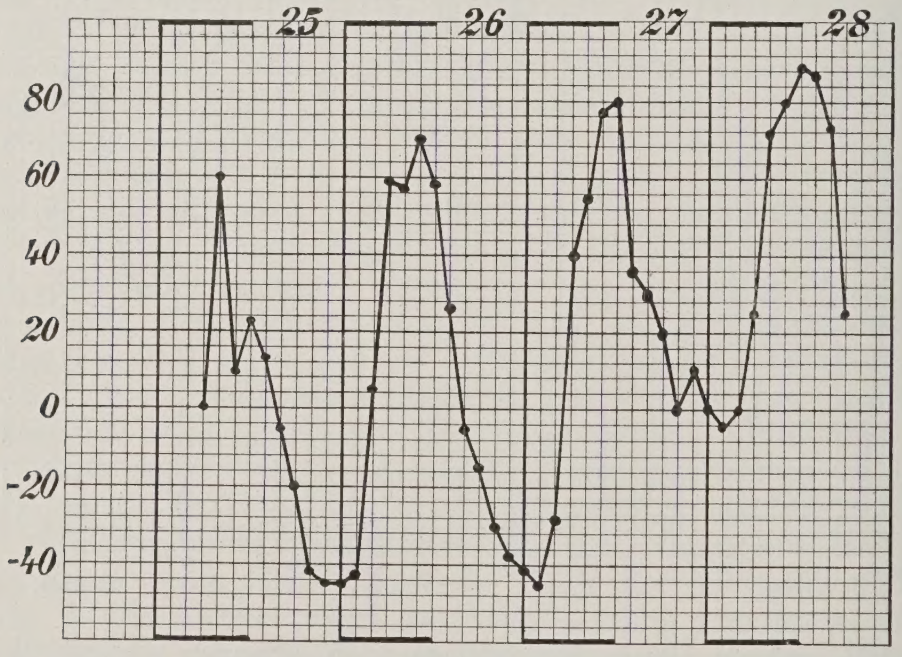


Fig. 133. Calendula. Bewegungen der Blüten vom 25.—28. Oktober. Pflanze seit 22. Oktober dauernd verdunkelt. Nach Stoppel.

der normalen Pflanze ausgeführten periodischen Bewegungen mit Pfeffer als Kombinationserfolge von Induktion und Nachschwingung ansehen dürfen. Treten nämlich neue Reize zu passenden Zeiten ein, ein neuer Verdunklungsreiz also in dem Moment, wo das Blatt durch die Nachschwingungen ohnedies in die Nachtstellung

35) Pfeffer 1907 (zit. in Anm. 12), Fig. 16.

übergeführt wird, ein Beleuchtungsreiz in dem Moment, wo das Blatt in Tagstellung geht, so muß sich Nachwirkung und neuer Reiz kombinieren, die Bewegung nimmt an Amplitude zu und zeigt bei fernerhin konstanten Außenbedingungen eine deutlichere Nachwirkung. Es gibt nun aber zweifellos andere Pflanzen, bei denen gegen eine solche Theorie zahlreiche Erfahrungen sprechen.

1) Es ist PFEFFER[36]) gelungen, durch einen 6-stündigen Beleuchtungswechsel z. B. Mimosa Spegazzinii in 6-stündigem Rhythmus schwingen zu lassen. Wurde sie darauf in konstante Dunkelheit ver-

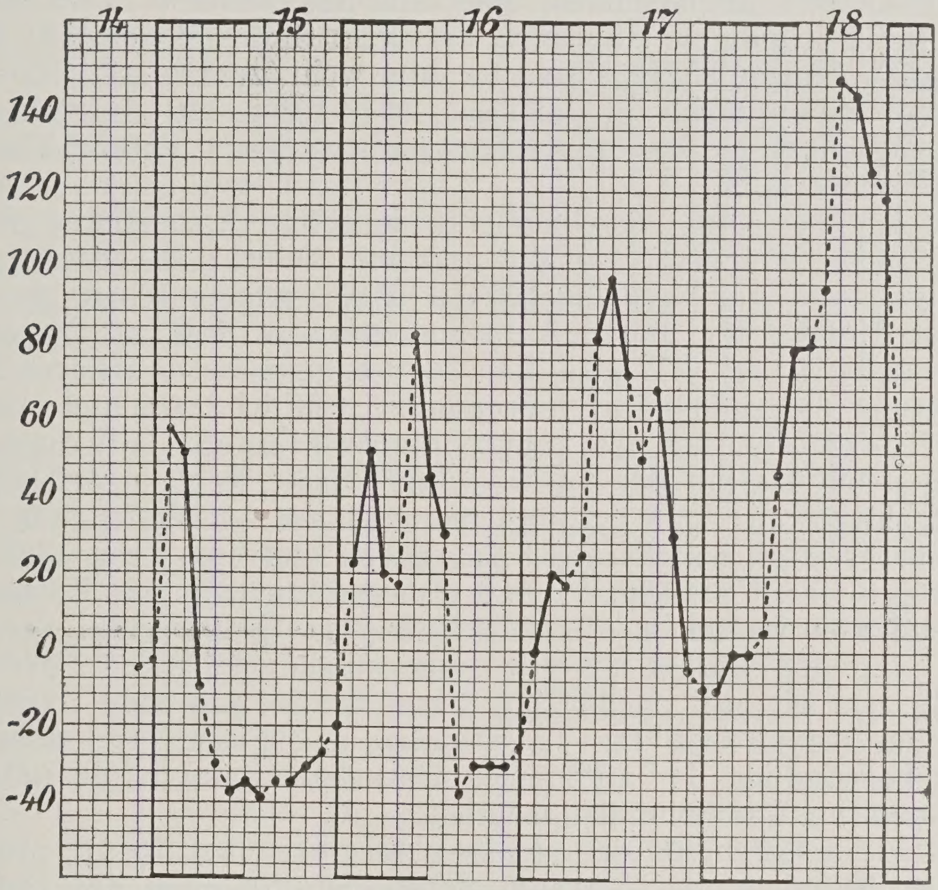


Fig. 134. Calendula. Bis 12. April am normalen Lichtwechsel. Dann 4:4-stündiger Beleuchtungswechsel. Nach STOPPEL. Die unterbrochene Linie entspricht den Bewegungen am Licht, die ausgezogene den in Dunkelheit ausgeführten.

setzt, so trat eine Nachschwingung auf, die keinesfalls einen 6-stündigen, vielmehr einen 12-stündigen Rhythmus aufweist. Das spricht dafür, daß die bei Konstanz der Außenbedingung auftretende Periodizität nicht ein Nachklingen des vorher innegehaltenen Rhythmus darstellt, sondern unabhängig von ihm ist.

2) Wird Phaseolus in Dauerbeleuchtung gehalten, so verschwinden seine periodischen Bewegungen bald. Wird aber gleichzeitig das Gelenk des Blattes verdunkelt, so geht die periodische Bewegung im Tempo einer am normalen Lichtwechsel stehenden Pflanze vor sich. Somit muß hier eine periodische Bewegung bestehen, die ebenfalls unabhängig vom Licht ist.

3) Eine solche unabhängige Bewegung in 12-stündigem Rhyth-

---

36) PFEFFER 1907 zit. in 12; man vgl. auch SEMON Biol. Cbl. 25 241, 28 225.

mus hat Rose-Stoppel[37]) an Phaseoluspflanzen, die bei konstanter Temperatur in völliger Dunkelheit aus Samen gezogen waren, in ganz evidenter Weise sichergestellt.

4) Endlich hat Stoppel[38]) schon vorher für die Blüten von Calendula eine solche 12-stündige Periodizität im Dunkeln nachgewiesen (Fig. 133).

Nach alledem kann man nicht mehr an der Existenz solch langandauernder Bewegungen in Tagesrhythmus zweifeln, und da man keine äußere Ursache für sie fand, hat man sie als „autonome", oder wie wir lieber sagen: endonome Bewegungen betrachtet, also angenommen, daß sie aus inneren Ursachen ungefähr in 12-stündigem Rhythmus erfolgen. Semon[39]), der auf freilich nicht ganz einwandfreie Versuche hin wohl zuerst mit Nachdruck auf diese Bewegungen hingewiesen hat, nahm an, daß sie, durch stetige Wiederkehr des täglichen Lichtwechsels entstanden, jetzt erblich fixiert seien.

Es ist aber kaum möglich, eine derartige Anschauung wirklich zu begründen und etwa gar die extreme Ansicht zu vertreten, daß alles, was wir von nyktinastischen Bewegungen sehen, in erster Linie endonom sei, und daß die äußeren Faktoren nur regulierend auf sie einwirken[40]). Wollte man aber annehmen, daß durch Dauerbeleuchtung die endonomen Bewegungen von Albizzia lophantha nur unterdrückt würden, so könnte die Wiederkehr periodischer Bewegungen bei Beginn des Lichtwechsels nicht wohl so erfolgen, wie es tatsächlich der Fall ist, daß bei geringer Lichtintensität kleine, bei größerer beträchtlichere Schwingungen eintreten (Fig. 132). Vielmehr zeigt diese Tatsache[41]), daß eben wirklich die zur Beobachtung kommenden Bewegungen ausschließlich vom Lichtwechsel verursacht sind. — In den Fällen aber, wo eine starke endonome Periodizität besteht, ist es wohl möglich, diese durch passende Aenderung der Beleuchtung etwa um 12 Stunden zu verschieben; aber nicht jede Ueberwindung der autonomen Periodizität durch die induzierte nyktinastische Bewegung ist möglich.

Wird bei Calendula der Lichtwechsel gegenüber dem 12-stündigen erheblich beschleunigt, so treten neben den Erfolgen der Induktion auch die der endonomen Bewegung hervor. Bei einem Lichtwechsel im Tempo 4:4 macht sich zwar noch die einzelne Reizung geltend, daneben tritt aber auch die Kurve der periodischen Bewegung hervor (Fig. 134); ist der Lichtwechsel noch mehr beschleunigt, 2:2-stündig, so macht sich überhaupt nur noch die endonome Bewegung bemerkbar (Fig. 135).

Aehnliche Erfahrungen hat man auch bei anderen Objekten gemacht; im einzelnen aber zeigen sich Unterschiede zwischen den

---

37) Stoppel 1912 Ber. Bot. Ges. **30** (29); vgl. auch die Bemerkungen von A. Meyer Zeitschr. f. Bot. **5** 242.

38) Stoppel 1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 369.

39) Semon 1908 Biol. Cbl. **28** 225 und schon **25** 241. Es ist merkwürdig, daß Semon gerade bei Albizzia die erbliche Fixierung der autonomen Tagesperiode nachweisen wollte, wo nach Pfeffer eine Tagesperiode nicht existiert. Andere Pflanzen hätten zweifellos viel bessere Stützen für seine Auffassung gegeben.

40) Albizzia und Tulpe haben ja keine endonomen Bewegungen und können doch ebensogut wie Phaseolus oder Calendula Schlafbewegungen ausführen.

41) Pfeffer 1915 (zit. Anm. 16), Fig. 10—12.

Objekten: Albizzia kann, wie Fig. 132 zeigt, nicht nur einem 6-stündigen, sondern auch einem 3-stündigen Beleuchtungswechsel folgen; und damit ist die Grenze noch nicht erreicht, denn sogar auf 1-stündigen Wechsel reagieren die Blätter. Andere Pflanzen aber, wie z. B. Phaseolus, sind zu weitgehenderen Anpassungen durchaus nicht befähigt; hier tritt schon bei 6-stündigem Wechsel die autonome Periodizität hervor; die Ueberwindung der endonomen Periodizität ist also manchmal leicht, manchmal schwierig zu erzielen.

Wir haben diese eigenartige Periodizität vorläufig als „endonom" bezeichnet und fragen nun, ob sie diese Bezeichnung wirklich verdient. Selbstverständlich kann man die Möglichkeit nicht leugnen, daß die Pflanze aus inneren Ursachen mit 12-stündigem Rhytmus arbeiten könne. Allein völlig unbegreiflich müßte es uns erscheinen, daß die in dauernder Finsternis befindliche Pflanze, ohne irgend welche Nachrichten vom Lichtwechsel in der Natur zu erhalten, doch zu gleicher Zeit ihre Blätter öffnete, wie die am Lichtwechsel gehaltene. Auch müßten die Kardinalpunkte der periodischen Bewegung bei in Amerika gereiften Bohnen auf anderen Tageszeiten liegen als bei unsern einheimischen. Das aber trifft nach R. STOPPEL [42]) nicht zu. Nun ist freilich durch die neuesten Untersuchungen auf diesem Gebiet von SPERLICH [43]) bestritten worden, daß wirklich Schlafen und Wachen bei dauernder Dunkelheit zu den gleichen Stunden erfolge wie am Licht. Er fand vielmehr bei den einzelnen Bohnenpflanzen ganz verschiedene Stunden für die Gipfel der Kurven. Er vermutet, daß die Quellungs- und Keimungsvorgänge der ersten Tage des Keimlings maßgebend seien für diese Punkte, so wie ja auch KNIEP und STOPPEL [44]) durch passende Vorbehandlung bei Calendula eine Verschiebung derselben herbeiführen konnten. Unter dem Eindruck ihrer Resultate, wonach alle Phaseoluspflanzen synchron im Dunkeln schwingen, hat R. STOPPEL nach einer äußeren Ursache für diese Periodizität gesucht und glaubte sie in den periodischen Aenderungen der Leitfähigkeit der Luft gefunden zu haben. In der Tat zeigen die beiden Kurven eine gewisse Aehnlichkeit, und SCHWEIDLER [43]) hat nachgewiesen, daß auch in geschlossenen Räumen diese Periodizität der Leitfähigkeit erhalten bleibt. Nichtsdestoweniger kann man nach den Mitteilungen SPERLICHS die STOPPELsche Vermutung nicht mehr aufrecht erhalten. Die Pflanze müßte auf sehr geringe Veränderungen der Leitfähigkeit große Ausschläge machen; tatsächlich reagiert sie auf größere, künstlich er-

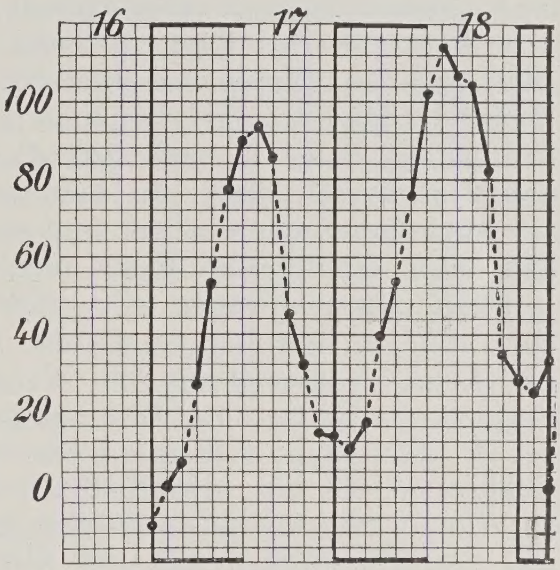


Fig. 135. Calendula arvensis. Zuerst dauernd belichtet vom 11.—16. August; dann am 17., 18. August 2 : 2-stündiger Beleuchtungswechsel. (Vgl. Fig. 134.) Nach STOPPEL.

42) STOPPEL 1916 Zeitschr. f. Bot. 8 633.
43) SCHWEIDLER u. SPERLICH 1922 Zeitschr. f. Bot. 14 577..
44) STOPPEL u. KNIEP 1911 Zeitschr. f. Bot. 3 369.

zeugte gar nicht. So bleibt auch dieses Problem ungelöst. Immerhin ist zu hoffen, daß sich doch noch eine äußere Ursache für solche bisher als endonom betrachtete Erscheinungen mit 12-stündigem Rhythmus finden läßt.

Auf eine Besprechung der Mechanik der periodischen Bewegungen können wir nicht eingehen. Wir heben nur hervor, daß nach PFEFFER bei Nutationsbewegungen wie bei Variationsbewegungen die antagonistischen Seiten bei der Nachwirkung sich in entgegengesetzter Weise ändern. Dies tritt bei Gelenken besonders deutlich hervor, weil hier durch die Expansion der Konvexseite und gleichzeitige Verkürzung der Konkavseite die Biegungsfähigkeit des ganzen Gelenkes unverändert bleibt.

Somit ist das Bild, das wir heute von den nyktinastischen Bewegungen entwerfen können, ein äußerst unvollkommenes. Bei den Nutationsbewegungen kennen wir wenigstens die Mechanik der Einkrümmung, über die wir bei den Variationsbewegungen noch nicht ganz im klaren sind. In beiden Fällen wissen wir aber nicht, ob ein einzelner Lichtwechsel nur eine einzige Einkrümmung zur Folge hat, oder eine ganze Reihe von Schwingungen. Tatsächlich treten ja solche Schwingungen oft, aber nicht immer, auf, und sie können auch darauf beruhen, daß uns bei konstanten Außenbedingungen gar keine Nachwirkung der vorausgegangenen Periodizität, sondern einfach die endonome Bewegung entgegentritt. Der Umstand, daß z. B. auch bei Albizzia, die lange Zeit im 6-stündigen Lichtwechsel gelebt hat, die Nachschwingungen im Dunkeln 12-stündigen Rhythmus haben, sprechen sehr zugunsten einer endonomen Periodizität. Ausgeschlossen ist aber nicht, daß in anderen Fällen auch die periodische Bewegung durch Kumulierung von induzierten Bewegungen und Nachschwingungen entsteht, so wie PFEFFER das auseinandergesetzt hat.

Biologische Bedeutung der nyktinastischen Bewegungen. Daß diese nichts mit dem „Schlaf" der Tiere zu tun haben, bedarf keines Beweises. Man wird Laubblätter und Blütenblätter getrennt zu betrachten haben. Wesentlich ist bei den Laubblättern die vertikale Lage, in die sie am Abend übergeführt werden; weniger wichtig ist offenbar, ob sie sich nach oben oder nach unten krümmen. Es frägt sich also: was für einen Vorteil kann die nächtliche Vertikalstellung bringen? Schon DARWIN[45]) hat darauf hingewiesen, daß das Blatt in der Vertikallage ungleich weniger Wärme durch Ausstrahlung während der Nacht verliert, als in horizontaler Lage. Allein diese Abkühlung als solche könnte nur in an sich schon kühlen Nächten das Blatt schädigen, und gerade bei niedriger Temperatur bleiben die nyktinastischen Bewegungen aus. Sie treten dagegen in warmen Sommernächten auf, und sie fehlen vor allen Dingen nicht in den Tropen, wo von einer Schädigung durch Abkühlung keine Rede sein kann. Es hat daher STAHL[46]) den Nutzen der Nachtstellung in dem Ausbleiben der Betauung gesucht, und er hat diese Auffassung, soweit irgend möglich, experimentell gestützt; den Schaden einer Betauung aber erblickt er in der Ver-

---

45) DARWIN 1881 Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (D. v. CARUS). Stuttgart

46) STAHL 1897 Bot. Ztg. 55 71. STEIN 1913 Dissertat. Jena.

hinderung der Transpiration[47]), solange die Blätter benetzt sind. GOEBEL steht allen solchen Deutungen mit Recht ganz skeptisch gegenüber.

Ueber die biologische Bedeutung der nyktinastischen Bewegungen bei den Blüten ist noch wenig Zuverlässiges bekannt. Schwerlich dürfte es sich hier etwa um Transpirationssteigerung handeln wie bei den Laubblättern. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommen bei verschiedenen Blütenkategorien ganz verschiedene Momente in Betracht. Bei den vorzugsweise auf Wärme reagierenden Frühjahrspflanzen wird man beim Schließen an Wärmeschutz und auch an den Schutz des Pollens vor Regen denken können. Die Abendblüher zeigen eine offenbare Anpassung an die sie besuchenden Bestäubungsvermittler; die am Tage fliegenden Insekten sind von solchen Blumen ganz ausgeschlossen. Bei anderen Typen mögen auch noch ganz unbekannte Vorteile durch das Oeffnen und Schließen erreicht werden.

Spaltöffnungen[48]). Nastische Bewegungen der einfachsten Art finden wir bei den Spaltöffnungen. Da bei ihnen die elastischen Eigenschaften der Zellwand unverändert bleiben, so kann nur der Druck des Inhaltes auf die Membran variieren, indem einerseits osmotisch wirksame Substanz geschaffen oder verzehrt wird, andererseits Wasser aus den Nachbarzellen aufgenommen oder an die Luft abgegeben wird. Die Veränderung des Turgordruckes führt aber nicht zu einfachen Längenänderungen, sondern zu Krümmungen, weil die Wand der Schließzellen einseitig stark verdickt ist. So ist also die Ursache für die nastische Reaktion hier überraschend einfach und durchsichtig. Davon abgesehen schließen sich aber die Bewegungen der Spaltöffnungen eng an die nyktinastischen Bewegungen an, einmal weil auch sie Reizbewegungen sind, d. h. weil der Turgordruck auf äußere Reize hin geändert wird, und zweitens weil diese Reize wie dort in einer Veränderung der Lichtintensität, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit bestehen. Wir haben also photo-, thermo- und hygronastische Bewegungen vor uns.

Der Uebergang von Licht zu Dunkelheit führt meistens zum Schluß der Spaltöffnungen, der umgekehrte Lichtwechsel zum Oeffnen. In Analogie mit den Laubblättern ist aber gelegentlich beobachtet worden, daß bei dauernder Verdunklung wieder eine Oeffnung, bei zu hoher Lichtintensität ein Verschluß der Stomata erfolgt. Vielfach wurde angenommen, daß es sich bei diesen Bewegungen nicht um Reizwirkungen, sondern um viel einfachere Erscheinungen handle. Da die Schließzellen Chlorophyll enthalten, so muß am Licht Zucker gebildet werden und somit der Turgordruck zunehmen; umgekehrt soll der Schluß im Dunkeln auf Veratmung des Zuckers zurückgeführt werden. Tatsächlich erfolgt das Schließen im Dunkeln viel zu rasch und zeigt damit schon deutlich, daß die Verdunklung als Reiz wirkt.

Die Thermonastie ist weniger sichergestellt und verdient noch genauere Untersuchung; immerhin hat aber DARWIN festgestellt, daß durch dunkle Wärmestrahlen eine Oeffnung der Spalten herbei-

---

47) Nach RENNER (1911 Ber. Bot. Ges. **29** 125) verdunstet übrigens eine senkrecht stehende Fläche mehr als eine horizontale.

48) LINSBAUER 1916 Flora **109** 100. DARWIN 1898 Phil. Transact. Royal Soc. B **190** 531. DARWIN u. PERTZ 1911 Proc. R. Soc. B **84** 136. STEINBERGER 1922 Biol. Cbl. **42** 405. ILJIN 1922 Biochem. Zeitschr. **132** 494.

geführt wird. — Viel eingehender ist die Wirkung der Luftfeuchtigkeit studiert. Die Oeffnung in feuchter Luft, das Schließen in trockener Luft wird oft als rein mechanischer Vorgang aufgefaßt, dürfte aber ebenfalls eine Reizbewegung sein.

Auch manche andere Reize, die hier nicht eingehender zu behandeln sind, beeinflussen die Oeffnungsweite der Stomata. Kohlensäure, Aether, Chloroform führen zum Schluß, ihre Entfernung zur Oeffnung. Damit wären Chemonastien konstatiert. Schwache elektrische Reize öffnen, starke schließen die Stomata; auch Verwundung führt in einzelnen Fällen zur Oeffnung der Spalten.

2. Seismonastie.

Bei den Tropismen traten uns zweierlei Empfindlichkeiten für mechanische Einwirkungen entgegen, die wenigstens in ihren Extremen scharf geschieden sind: die Kontaktreizbarkeit und die Stoßreizbarkeit. Dementsprechend unterscheidet man auch bei den Nastien zwischen Thigmonastie und Seismonastie. Während bei der ersteren eine Reizung durch „Kontakt“ erfolgen muß, d. h. wenigstens zwei nahe benachbarte Punkte einem ungleichen Druck ausgesetzt sein müssen, wird bei der Seismonastie durch jede beliebige Erschütterung ein Reiz ausgeübt.

Mimosa. Wir haben bei Behandlung der nyktinastischen Bewegungen sehr häufig die Mimose erwähnt, haben jedoch verschwiegen, daß diese Pflanze nicht nur für Licht- und Temperaturwechsel sensibel ist. Tatsächlich wird aber jedem, der sich mit der Mimose beschäftigt, eine andere Reizbarkeit viel mehr in die Augen fallen, als gerade die nyktinastische. Es genügt nämlich, ein Blatt leicht zu erschüttern, um sofort eine sehr charakteristische Stellungsänderung an ihm zu veranlassen. Die erzielte neue Ruhelage stimmt habituell ganz mit der Schlafstellung überein, denn der primäre Blattstiel senkt sich tief, die sekundären stellen sich nach vorne ungefähr in die Verlängerung des primären Blattstiels, und die Blättchen legen sich paarweise mit den Oberseiten zusammen, indem sie sich gleichzeitig schief nach vorne drehen (Fig. 136). Ueberläßt man ein durch Stoß gereiztes Mimosenblatt sich selbst, so bemerkt man, daß unmittelbar nach Erreichung der Reizlage eine Rückregulation stattfindet, durch die das Blatt wieder in den normalen Zustand übergeführt wird. Dann macht es auf einen neuen Stoßreiz wieder dieselbe Bewegung wie zuerst. Trotz der großen habituellen Aehnlichkeit mit der Schlafstellung kommt die Reizstellung nach Stoß durch ganz andere Mittel zustande als die Schlafstellung. Sie unterscheidet sich ferner von ihr durch die außerordentlich große Geschwindigkeit, mit der sie sich vollzieht; wenige Sekunden genügen zu ihrer Ausführung. So kommt es, daß diese Bewegung der Mimose wohl die am längsten bekannte pflanzliche Reizbewegung ist, die man — nur wegen ihrer Plötzlichkeit — von jeher den Reizbewegungen der Tiere an die Seite gestellt hat, und die man auch in den Zeiten, in welchen der Mangel der Reizbarkeit und Beweglichkeit bei den Pflanzen als Unterschied gegenüber den Tieren galt, stets als wirkliche Reizbewegung betrachtete. Heute aber liegt kein Grund vor, die Reizbarkeit der Mimose von der anderer Pflanzen zu trennen. In der Geschichte der Reizphysiologie der

Pflanzen hat diese Bewegung der „Sinnpflanze" neben dem Geotropismus die größte Rolle gespielt.

Wir betrachten nun die Stoßreizreaktion etwas näher. Wie gesagt, treten bei der Reizbewegung Einkrümmungen in allen drei Gelenken auf. Zum Studium der Veränderungen, die dabei vorgehen, werden wir uns naturgemäß an das größte Gelenk halten, das an der Basis des primären Blattstiels sitzt. Eine Einkrümmung an diesem erfolgt nicht nur, wenn die ganze Pflanze erschüttert wird: ein kleiner Stoß an das Gelenk selbst führt zu demselben Effekt. Und da läßt sich dann leicht zeigen, daß nur die untere Gelenkpolsterhälfte sensibel ist[49]). Bei ihr hat selbst eine leichte Berührung mit

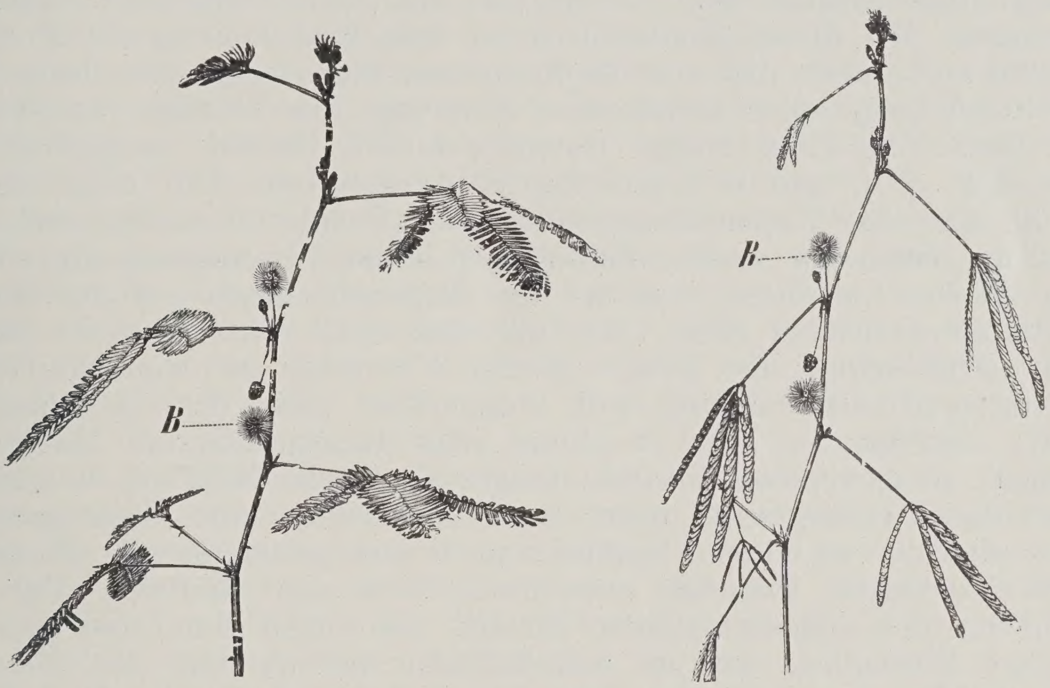


Fig. 136. Mimosa pudica. Links in Tagstellung (ungereizt). Rechts durch Erschütterung gereizt. Verkleinert. Aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen".

einem Hölzchen etc. sofort die Auslösung der Reizbewegung zur Folge, während man an die obere Gelenkhälfte viel stärker stoßen kann, ohne daß eine Reaktion eintritt. Wenn auch hier schließlich durch starke Stöße ein Erfolg erzielt wird, so liegt das nur daran, daß sich die Erschütterung in die untere Polsterhälfte fortpflanzt. Gewißheit hierüber erhält man durch operative Eingriffe, wie sie zuerst 1790 von Lindsay[50]) ausgeführt worden sind. Nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte bleibt das Blatt zur Ausführung einer Reizbewegung befähigt, nach Abtragung der unteren Hälfte aber ist es starr.

Die näheren Umstände der Einkrümmung sind durch die Untersuchung der Biegungsfähigkeit und die Feststellung der Volumänderung in beiden Gelenkhälften aufgehellt worden. Während bei der Nachtstellung die Biegungsfähigkeit abnimmt oder ungeändert bleibt, nimmt sie nach Stoßreiz sehr beträchtlich zu. Brücke[51]) fand die Winkeldifferenz ($\alpha - \alpha_1$) in den beiden Lagen (vgl. S. 372)

---

49) Nach Bose 1906 (Plant response) soll auch die obere Gelenkhälfte etwas empfindlich sein.

50) Pfeffer 1873 Physiol. Untersuchungen. Leipzig.

51) Brücke 1848 Arch. f. Anat. u. Physiol. (Ostwalds Klassiker No. 95.)

nach Stoßreiz 2—3-fach so groß als im ungereizten Zustand und konstatierte damit den fundamentalen Unterschied zwischen der habituell so ähnlichen Schlaf- und Stoßreizstellung der Mimose. Die genaue Untersuchung der Volumänderungen im Gelenk verdanken wir PFEFFER[50]). Er stellte durch mikroskopische Messungen fest, daß die obere Hälfte des Gelenkes während der Einkrümmung ganz unbedeutend an Volum zunimmt, die untere aber beträchtlich abnimmt. Da auch nach vorsichtiger Entfernung der Epidermis die Reizbewegung im gleichen Sinne verläuft, und da das zentral gelegene Gefäßbündel wegen seiner Starrheit ganz außer Betracht bleibt, so kann die beobachtete Volumverminderung nur durch Kontraktion des Parenchyms auf der Unterseite zustande kommen. Mit dieser Kontraktion ist eine Erschlaffung der Polsterhälfte verbunden, die sich direkt messen läßt, wenn man durch Gewichtswirkung eine angestrebte Senkung des Blattes verhindert. In neun Versuchen mußte PFEFFER hierzu Drucke anwenden, die zwischen $2^1/_2$ und 5 Atmosphären schwankten. Um diese Größe sinkt also das Expansionsvermögen der Polsterunterseite, während auf der Oberseite wahrscheinlich gar keine Veränderung eintritt.

Woher nun diese Abnahme der Expansionskraft auf der Unterseite des Gelenkes rührt, das läßt sich ohne weiteres nicht sagen. Zur Aufklärung der Frage waren Versuche an abgeschnittenen Blättern wichtig. Diese sind unmittelbar nach dem Abschneiden starr; werden sie aber in einem sehr dunstgesättigten Raum gehalten, so gewinnen sie nach einiger Zeit ihre Reizbarkeit wieder, und das Primärgelenk weist nach Berührung eine Einkrümmung auf, die bis zu einem Radius von 5 mm gehen kann. (Normale Gelenke zeigen eventuell nur noch 3—4 mm Radius!) Bei der Reizung des abgeschnittenen Blattes sieht man nun eine gewisse Menge Flüssigkeit aus der Schnittfläche hervortreten, die mit dem allmählichen Ausgleich der Krümmung wieder eingesogen wird, wenn ihre Verdunstung verhindert war. Diese Flüssigkeit kommt aus dem Parenchym der reizbaren Polsterhälfte, und nur bei starken Reizen sieht man sie auch aus der oberen Polsterhälfte austreten (in geringerer Menge und später). Es kann keinem Zweifel mehr unterliegen, daß sie von den reizbaren Zellen der Unterseite ausgeschieden wird. Es muß zunächst eine Injektion der Interzellularen erfolgen, und aus ihnen tritt dann die Flüssigkeit an der Schnittfläche aus. Mit der Verdrängung der Interzellularenluft durch die ausgeschiedene Flüssigkeit hängt eine Erscheinung zusammen, die zuerst von LINDSAY beobachtet und von BRÜCKE richtig gedeutet wurde. Im Momente der Reizung nimmt die Gelenkunterseite eine dunklere Farbe an, die man in gleicher Weise bemerkt, wenn man eine Injektion mit Wasser unter der Luftpumpe ausführt. Diese Dunkelfärbung tritt auch dann ein, wenn das Gelenk mechanisch an der Krümmung verhindert wird[50]), und daraus folgt, daß der Farbenwechsel nicht mit der Verkürzung des Gelenkes und der damit etwa verbundenen Annäherung der Chlorophyllkörner in Beziehung steht.

Das plötzliche Sinken der Expansionskraft der unteren Polsterhälfte muß offenbar mit einer Aenderung ihres Turgeszenzzustandes zusammenhängen, und da bieten sich zwei Möglichkeiten der Erklärung[52]): entweder die Elastizität der Membran nimmt zu, oder

52) PFEFFER 1890 Abh. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig **16** 326.

der Druck des Inhaltes verringert sich; in beiden Fällen muß es zu einem Wasseraustritt aus den Zellen kommen. Da bei unverändertem Druck des Inhaltes die Größe der Zelle von der Dehnbarkeit der Membran abhängt, so könnte offenbar eine Kontraktion der Zelle durch Abnahme der Dehnbarkeit der Wand erzielt werden. Wir können bei der Mimose diese Möglichkeit nicht ausschließen; da sie aber bei den sonst so ähnlichen Reizbewegungen der Cynareenstaubfäden ganz bestimmt nicht zutrifft und außerdem keine große innere Wahrscheinlichkeit besitzt, so wollen wir ganz von ihr absehen. Bei Abnahme des Druckes in der Zelle wird man natürlich zunächst an eine Abnahme des osmotischen Druckes denken, die in der nötigen Größe von $2^1/_2$—5 Atmosphären leicht möglich wäre und ihrerseits entweder durch Zusammentreten der osmotisch wirksamen Stoffe zu größeren Molekülen oder durch Aenderung der Permeabilität des Plasmas und Stoffaustritt aus der Zelle zustande kommen könnte. Für den Stoffaustritt infolge vermehrter Permeabilität könnte man anführen, daß Pfeffer[50]) in der aus den Interzellularen austretenden Flüssigkeit beim Verdunsten Kristalle unbekannter Natur auftreten sah. Doch ist dieser Schluß aus mehreren Gründen unsicher und auf direktem Weg, insbesondere durch plasmolytische Untersuchung bisher noch nicht bekräftigt[53]).

Einen vollen Einblick in die Mechanik der Reizbewegung der Mimose haben wir also noch nicht. Die Abnahme der Expansionskraft auf der Gelenkunterseite ist aber ganz sichergestellt. Die Expansion der Oberseite kommt nur durch die Aufhebung des Gegendruckes zustande; zugleich wirkt auch noch das Gewicht des Blattes dahin, die Unterseite zusammenzupressen; aber auch an der horizontal liegenden oder invers gestellten Pflanze, also bei Aufhebung oder Umkehrung der Wirkung des Blattgewichtes, erfolgt auf einen Reiz Kontraktion der reizbaren Gelenkhälfte, so daß also die Gewichtswirkung des Blattes nicht notwendig zur Ausführung der Bewegung ist. — Die Gelenke an der Basis der sekundären Blattstiele und der Blättchen verhalten sich, soweit wir wissen, in allen Stücken den Primärgelenken analog; nach Reizung tritt also die Kontraktion bei ersteren auf der Innenseite, bei letzteren auf der Oberseite ein.

Die Senkung des Hauptblattstieles erfolgt, wie bemerkt, ziemlich rasch. Die Reaktionszeit, den Beginn der Bewegung, konnte Bose[54]) bei sehr günstigen Außenumständen bis auf 0,08 Sekunden herabdrücken. Bert[55]) fand an einer horizontal liegenden Pflanze die Bewegung in 4—7 Sekunden vollendet; Brunn[56]) sah an vertikal stehenden Pflanzen gewöhnlich erst nach 30 Sekunden das Ende der Bewegung, doch verlangsamte sich diese von der 6.—8. Sekunde an sehr erheblich. Sowohl die Geschwindigkeit wie die Amplitude dieser Bewegung ist variabel. Mit der Zunahme der Temperatur z. B. wächst die Geschwindigkeit; die Amplitude wird durch Aether verringert und hängt überhaupt weitgehend von mancherlei Außenumständen ab; sie nimmt mit dem Alter des Blattes zu. Sofort nach

---

53) Hilburg 1881 Unters. Tübingen **1** 23.

54) Bose 1913 Annales of Botany **27** 759. Die Arbeit enthält mancherlei schwer verständliche Angaben. Man vgl. auch Bose 1914 Royal Inst. of Great Britain. Weekly evening meeting 29. V.

55) Bert 1870 Mém. Soc. des. sc. phys. Bordeaux.

56) Brunn 1908 Cohns Beitr. z. Biol. **9** 307.

Erreichung der tiefsten Stellung fängt der Blattstiel an, sich wieder zu erheben, und im Laufe von 10—15 Minuten pflegt die Ausgangsstellung erreicht zu sein. Das Blatt erhebt sich dann über diese hinaus und senkt sich nochmals unter sie, um sich dann abermals zu heben; erst nach einigen Oszillationen wird es mehr oder weniger stabil. Ist das der Fall, so ist auch das Blatt wieder voll reizbar; es kann also etwa in $^1/_4$—$^1/_2$-stündigen Intervallen immer wieder mit Erfolg gereizt werden. Allein schon ehe die Normalstellung des Blattes erreicht ist, etwa 5 Minuten nach der ersten Reizung, läßt sich von neuem Reizbarkeit nachweisen; auf diese Verhältnisse kommen wir später zurück, wenn wir die Art der Reizbarkeit etwas näher studiert und so die Methoden kennen gelernt haben, mit denen man am besten derartige Versuche anstellt.

Wir sahen vielfach schon auf eine leichte Berührung des empfindlichen Gelenkteiles die Reizbewegung eintreten; es ist also vor allem zu untersuchen, ob die näheren Bedingungen den bei den Ranken festgestellten entsprechen. — Schon die Tatsache, daß die Reizbewegung ebenso durch Regentropfen, also durch eine Flüssigkeit, wie durch feste Körper ausgelöst wird, zeigt auf das deutlichste die große Verschiedenheit in der Empfindlichkeit der Mimose und der Ranken. Beide Pflanzen reagieren nur auf Stoß; statischer Druck wirkt auch bei Mimosa nicht reizauslösend. Es trat z. B. in Versuchen Pfeffers keine Reizbewegung ein, als in allmählicher Steigerung schließlich ein Gewicht von 30 g auf den sensiblen Teil des Polsters wirkte. Mimosa reagiert aber auf jeden Stoß, wenn er nur genügend intensiv ist, und ein einziger Stoß löst gewöhnlich die volle Amplitude der Bewegung aus. Bei den Ranken aber sind, wie wir gesehen haben, nur solche Stöße wirksam, die benachbarte Punkte mit ungleicher Intensität treffen; es bedarf also bei ihnen immer mehrerer gleichzeitiger oder aufeinanderfolgender Stöße, die sich in ihren Wirkungen summieren. Dagegen wirkt bei Mimosa jede plötzliche Deformation der Zellen der reizbaren Gelenkhälfte als Reiz und wird mit einer Reizbewegung beantwortet. Man hat diese Reizbarkeit als „seismische" bezeichnet[57]), und wir sind ihr schon bei gewissen Keimlingen begegnet (S. 361).

Zur Unterstützung der Reizaufnahme dürften bei Mimosa auch eigenartige Haare dienen, die sich freilich nicht nur am reizbaren Gelenk vorfinden. Wenn diese aus derbwandigen Zellen aufgebauten Haare durch Druck und Stoß gebogen werden, so muß durch ihre im einzelnen verschiedene Verbindung mit dem reizbaren Parenchym die Deformation dieser Zellen ausgiebiger sein, als bei einem gleichstarken Druck auf die Oberhaut des Gelenkes[58]).

Die Mimose reagiert aber nicht nur auf Stoß, sondern auch auf Verwundungen, und es erfolgen die Reizbewegungen nach Anbringen eines Einschnittes oder nach der Wirkung eines Brennglases ungleich intensiver als nach Stoß. Bei solcher Reizung zeigt es sich, daß nicht nur die aktionsfähigen Gelenke, sondern auch andere Stellen den Reiz aufnehmen können. So erfolgt z. B. nach Einschnitt in die Blattfläche im nächsten und später auch in entfernteren Gelenken

57) Pfeffer Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig.

58) Haberlandt 1901 Sinnesorgane im Pflanzenreich etc. Leipzig. Man vgl. indes die kritischen Bemerkungen von Renner 1908 Flora **99** 127, **100** 141, ferner Haberlandt Flora **99** 280.

eine Einkrümmung; es findet also eine auffallende Reizleitung statt, von der alsbald näher zu sprechen sein wird. Die mechanische Ausführung der Bewegung scheint nach Verwundungsreiz und auch nach anderen, noch zu behandelnden Reizen nicht anders zu sein als nach Stoß. Auch bei den anderen noch zu besprechenden seismonastischen Pflanzen ist eine Reizbarkeit für Verwundung, eine „Traumatonastie" festgestellt worden. Sie ist aber nicht nur auf solche Pflanzen beschränkt, sondern viel weiter verbreitet. So hat Molisch[59]) das Vorkommen einer auf Wachstum beruhenden Traumatonastie bei Blattstielen und Blättern festgestellt. Auch chemisch ist die Mimosa reizbar[60]). Manche Stoffe, die eine Reizbewegung auslösen, wie z. B. Salzsäuredampf, schädigen freilich die Pflanze so schwer, daß sie abstirbt; durch Ammoniak aber kann man sie bei vorsichtiger Dosierung ohne Schädigung reizen, und dementsprechend kann man diese Reizung auch mehrmals hintereinander erzielen. Ob die durch hohe Temperatur und starke Beleuchtung erzielten Bewegungen (S. 371) sich mehr an die Reizung durch Stoß als an die durch Lichtwechsel bzw. Temperaturwechsel angliedern, bedarf noch der Untersuchung.

Von besonderem Interesse ist, daß Mimosa auch nach elektrischer Reizung (Induktionsstrom, Gleichstrom, Kondensatorentladung) gereizt werden kann. Es ist hier nicht streng bewiesen (vgl. S. 397 Dionaea), aber doch sehr wahrscheinlich, daß die Pflanze die beiden Reize gar nicht unterscheidet; der Erfolg der „elektronastischen" Reizung ist äußerlich jedenfalls ganz der gleiche wie der einer seismonastischen. Auffallend aber ist, daß eine gewisse Polarität[61]) neuerdings insofern beobachtet wurde, als manchmal der positive, manchmal auch der negative Pol stärkeren oder alleinigen Effekt aufweist. Welcher Pol im Einzelfall das ist, hängt vom Alter des Blattes oder von der Spezies ab. So gilt z. B. Mimosa Spegazzini als „positiv", pudica als „negativ" elektronastisch. Auch bei andern Fällen von Elektronastie ist Aehnliches konstatiert.

Was uns hier am meisten am elektrischen Reiz interessiert, ist die Tatsache, daß er in seiner Stärke viel bequemer meßbar und regulierbar ist als ein mechanischer Stoß. So konnte unter Benutzung des Oeffnungsstoßes eine ganze Reihe von Untersuchungen über die Größe des wirksamen Stoßes und über Summierung unwirksamer (unterschwelliger) Stöße ausgeführt werden[62]). Die Reaktionsgröße ist nicht wie z. B. beim Geotropismus der Reizgröße irgendwie proportional, sondern nach Erreichung des Schwellenwertes erfolgt sofort eine Reaktion von maximaler Größe, die durch beliebig größere Reize nicht mehr verstärkt werden kann. Die Mimose verhält sich also in dieser Hinsicht wie der Herzmuskel. („Alles- oder Nichts-Reaktion".)

Geht man von Induktionsstößen, die eine starke Reizbewegung zur Folge haben, zu immer schwächeren Strömen herab, so kommt man schließlich zu solchen, die keine Reaktion mehr auslösen. Daß aber diese unterschwelligen Reize trotzdem nicht unwirksam sind,

59) Molisch 1916 Sitzber. Wien. Akad. **125**.
60) Correns 1892 Flora **75** 87.
61) Bose 1913 s. Anm. 54. Stern 1921 Ber. Bot. Ges.
62) Brunn 1908 Beitr. z. Biol. **9** 307. Steinach 1908 Archiv f. Physiologie **125** 275.

erkennt man daran, daß sie durch Summation eine Reaktion bewirken. Damit eine solche Summation erfolgen kann, müssen die Einzelreize eine gewisse Intensität haben, in einer gewissen Menge (Zahl) auftreten und passende Abstände voneinander haben. Je größer die Intensität ist, desto weniger Einzelreize sind nötig[54]), und desto größeren Abstand können sie haben. Verlängert man die Intervalle auf über 6 Sek., so muß die Intensität des Einzelstoßes so vergrößert werden, daß er die Schwelle überschreitet; damit ist die eine Grenze der Summationsmöglichkeit bezeichnet. Die andere wird vermutlich dadurch gegeben sein, daß bei sehr schwachen Stößen die Intervalle zwischen ihnen so verkleinert werden müssen, daß die Einzelstöße nicht mehr unterschieden werden, die vielen Einzelstöße also wie statischer Druck wirken, auf den ja Mimosa, wie wir sahen, nicht reagiert. Demnach hat die Beziehung zwischen Reizgröße und Reizdauer, die wir z. B. bei Geotropismus und Phototropismus als Reizmengengesetz kennen gelernt haben, hier keine Gültigkeit. Dieses Gesetz kann hier gar nicht gelten, weil es eben nicht darauf ankommt, wie lange ein konstanter Reiz wirkt, sondern wie rasch er seine Intensität ändert, wie groß sein „Gefälle" ist.

Die Größe des schwelligen Reizes hat begreiflicherweise keinen konstanten Wert; sie hängt von inneren und äußeren Bedingungen ab. Besonders auffallend machen sich die Wirkungen der Temperatur und der Anästhetika, sowie der Einfluß zuvoriger Reizung geltend. Mit steigender Temperatur sinkt die Reizschwelle, um vermutlich weiterhin wieder zu steigen. Aether erhöht die Reizschwelle. — Nach jedem schwelligen Reiz macht das normale Blatt eine Bewegung von maximaler Amplitude. Unmittelbar nach Ausführung einer Bewegung vermag kein Reiz, weder ein gerade schwelliger noch auch ein beliebig größerer, eine neue Reaktion herbeizuführen. Bei jungen Blättern und andererseits auch bei mit Aether narkotisierten ist die Größe der Reizkrümmung von der Reizintensität abhängig; schwellige Reize verursachen also noch nicht die maximale Bewegung. Und nach solchen submaximalen Reaktionen kann ein dem ersten Reiz rasch folgender zweiter, wenn er nur genügend stärker ist als jener, eine Vermehrung der Krümmung herbeiführen. Nach maximaler Reaktion aber, auf die ja, wie wir sahen, die Rückregulierung automatisch erfolgt, muß erst eine gewisse Zeit verstrichen sein, bis ein neuer Reiz sichtbaren Erfolg haben kann; in der Regel genügt dabei eine Frist von zwei Minuten, es kann also das Blatt schon, bevor es vollkommen in die Normalstellung zurückgekehrt ist, eine neue Reizbewegung ausführen. Wirken vor Ablauf dieser Zeit Reize auf das in Rückkehr zur Ruhelage befindliche Blatt ein, so hindern sie weder diese Rückkehr noch die Herstellung der normalen Biegungsfähigkeit. Zu einer neuen Reizung kommt es unter diesen Umständen erst nach Ablauf einer gewissen Zeit und bei Anwendung genügender Reizintensität. Selbst unterschwellige, während der Rückkehr zur Normalstellung wirkende Reize erhöhen die Reizschwelle.

Bei allen diesen Angaben über die Reizschwelle wurde vorausgesetzt, daß Mimosa in optimalen äußeren Bedingungen gehalten werde. Denn es hat sich gezeigt, daß die Stoßreizbarkeit ungleich leichter aufgehoben wird als jede andere Reizbarkeit. So wird schon

durch Temperaturen unter 15° und über 40°, die Wachstum und Schlafbewegungen noch gestatten, die Mimose „starr"[63]), d. h. sie reagiert nicht mehr auf Stoßreiz. Spricht man in diesem Sinne von Kälte- und Wärmestarre, so muß man auch die Starre erwähnen, die nach andauernder Verdunklung eintritt (Dunkelstarre). Aehnlich wirken noch mancherlei Außenumstände. Wenn auch FITTING die Beobachtung von SACHS, daß es eine Trockenstarre gibt, d. h. daß Starre durch ungenügenden Wassergehalt des Bodens oder der Luft veranlaßt werde, nicht bestätigt hat, so existieren doch z. B. keine Zweifel darüber, daß Aether und Chloroform in Dosen, die den nyktinastischen Bewegungen noch die Fortführung gestatten, die seismonastische Reizbarkeit aufheben, während sie in ganz schwachen Dosen die Empfindlichkeit vorübergehend erhöhen[64]).

Reizleitung bei Mimosa. Befindet sich eine Mimosenpflanze unter möglichst guten Außenbedingungen, so tritt nach Berührung des Primärgelenkes nicht nur eine Senkung des Blattes ein, sondern man sieht auch nach einiger Zeit die Fiederblättchen in Reizstellung übergehen. Berührt man umgekehrt eines der äußersten Fiederblättchen, so macht nicht nur dieses die Reizbewegung, sondern sie tritt auch sofort im opponierten Blättchen auf und ergreift dann sukzessive die tiefer inserierten Blättchen, die immer paarweise zusammenklappen. In der Regel bleibt diese Erscheinung auf den einzelnen sekundären Blattstiel beschränkt; nur wenn ein Blatt besonders reizbar ist, geht die Bewegung auch auf die anderen sekundären Stiele über, und es klappen an diesen die Fiederblättchen, von unten nach oben fortschreitend, zusammen. Ausnahmsweise wird wohl auch einmal ein Stoßreiz bis zum Primärgelenk geleitet und verursacht dessen Senkung. Viel weiter gehende Reizleitungen bemerkt man nach Wundreiz. Sengt man z. B. mit einem Zündholz oder mit dem Brennglas die Endfiedern an, so schreitet die Reizung rasch nach der Basis des sekundären Blattstieles fort und tritt bald auch in die drei anderen sekundären Blattstiele über, an denen dann das Zusammenneigen der Blättchen von unten nach oben fortschreitet. Auch die Sekundärgelenke gehen in Reizstellung, und kurz darauf tritt die bekannte Senkung im Primärgelenk ein. Und selbst damit ist die Erscheinung noch nicht zu Ende gekommen. Nach einiger Zeit fällt plötzlich der Primärstiel des nächst höheren oder des nächsttieferen Blattes, und die Reizung ergreift dann auch hier bald die übrigen Gelenke. — Der Wundreiz kann ebensogut vom Blatt, vom Stamm, von der Wurzel oder einer Nebenwurzel ausgehen. Voraussetzung ist nur, daß ein Gefäßbündel getroffen wurde. Macht man z. B. einen tiefen Einschnitt in den Stengel und sorgt dafür, daß dabei Erschütterungen vermieden werden, so tritt nach kurzer Zeit eine Reizbewegung in den benachbarten Blättern ein, die sich allmählich auf die entfernteren ausdehnt. Die Leitung des Reizes konnte unter günstigen Umständen auf Entfernungen bis zu einem halben Meter wahrgenommen werden, und sie vollzieht sich mit einer Geschwindigkeit,

---

63) SACHS 1863 Flora **46** 449. FITTING 1903 Jahrb. wiss. Bot. **39** 504.

64) BOSE 1913 s. Anm. 54. Nach BOSE soll plötzliche Verdunklung die Empfindlichkeit vernichten; ebenso auf das Gelenk gebrachte Wassertropfen. Durch Glyzerin soll im letzten Fall die Empfindlichkeit wiederhergestellt werden. Diese Angaben bedürfen Nachprüfung.

die im Vergleich mit der Leitung in den Nerven der Tiere zwar gering ist, im Verhältnis zu den anderen, bei Pflanzen bekannten Reiztransmissionen aber ganz ansehnlich ausfällt. LINSBAUER[65]) beobachtete nach Durchschneiden des Blattstiels eine Geschwindigkeit bis zu 100 mm in der Sekunde; nach Einschnitten war sie geringer und nach Ansengen betrug sie nur 7 mm; nach elektrischer Reizung betrug sie 4 bis 30 mm[54]). Eine ähnlich große Geschwindigkeit findet sich bei Pflanzen nur noch bei dem Verwundungsreiz von Ranken, der nach FITTING[66]) 10 mm in der Sekunde zurücklegt. Die haptotropischen Reize der Ranken dagegen legen die gleiche Strecke im besten Fall in 1—3 Minuten zurück, und der schnellste phototropische Reiz pflanzt sich gar nur 0,3 mm in der Minute fort[67]). Dagegen ist die Reizleitung in den Nerven der höheren Tiere rund 1000mal so schnell wie bei Mimosa.

Wege der Reizleitung. Bei Untersuchung der Frage, welche Elemente der Reizleitung dienen, wird man die Tatsache in den Vordergrund stellen müssen, daß der Reiz auch über narkotisierte, abgekühlte, ja sogar über abgetötete Strecken geht; wenigstens der Wundreiz, der allein für solche Untersuchungen in Betracht kommt. Damit ist also eindeutig entschieden, daß lebende Elemente für die Reizleitung jedenfalls nicht unbedingt nötig sind. Es ist also zweifellos nicht richtig, wenn Bose[54]) den Reiz in plasmatischen Bahnen vorwärts schreiten läßt.

Nicht minder wichtig ist eine zweite, allgemein anerkannte Tatsache, daß nämlich der Verwundungsreiz nur im Gefäßbündel verlaufen kann. Jede Wunde am Stengel unserer Pflanze bleibt ohne Einfluß, wenn sie nicht den Zentralzylinder erfaßt hat, in dem Gefäßbündel verlaufen.

Bei dem Versuch, die Bahnen des Reizes noch näher zu bestimmen, wird man sich vor allem des Ringelungsversuches bedienen, also sehen, ob durch einen Stengelteil, dem die ganze Rinde bis zum Holzkörper genommen ist, noch ein Reiz geht. Diesen Versuch hat schon DUTROCHET[68]) mit dem Erfolg ausgeführt, daß tatsächlich auch durch den geringelten Zweig ein Reiz gehen kann. Später hat sich dann gezeigt[69]), daß in den Versuchen DUTROCHETS die Rinde nicht völlig entfernt war — aber auch nachdem dies geschehen war, blieb das Resultat das gleiche. FITTING[70]) konnte zwar dieses Ergebnis nicht bestätigen, doch hat neuerdings LINSBAUER Ringelungsversuche auf breitester Basis ausgeführt und gezeigt, daß ein Wundreiz die geringelte Stelle in jeder Richtung durchsetzen kann, und daß er das selbst dann tut, wenn nur kleine Teile des Holzkörpers übrig geblieben sind. Von besonderer Wichtigkeit ist der Nachweis, daß die Geschwindigkeit der Reizleitung durch eine Ringelung nicht wesentlich beeinträchtigt wird.

---

65) LINSBAUER 1908 WIESNER-Festschrift, Wien, S. 396. BOSE 1913 s. 54.
66) FITTING 1903 Jahrb. wiss. Bot. 39 424.
67) ROTHERT 1894 COHNS Beitr. z. Biol. 7 137.
68) DUTROCHET 1837 Mém. pour servir à l'hist. d. végét. et d. animaux. Paris.
69) HABERLANDT 1890 Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig.
70) FITTING 1903 Jahrb. wiss. Bot. 39 424; 1906 Ergebnisse d. Physiologie 5 155. LINSBAUER 1914 Ber. Bot. Ges.. BOSE Anm. 54.

Wenn man also wohl damit rechnen muß, daß der Holzkörper allein als Weg für die Reizfortpflanzung genügt, so dürfen wir doch zwei andere Vorstellungen nicht ganz übergehen, die beide den Siebteil für den Ort der Reizleitung ansprechen; die eine betrachtet die gerbstoffhaltigen Schläuche, die andere die Siebröhren als Organe der Leitung.

Wenn schon PFEFFER[71]) die Gefäße als Leitorgane des Reizes in Anspruch nahm, so spielte eine besondere Rolle bei seinen Argumentationen die Tatsache, daß nach jedem wirksamen Einschnitt in den Stengel ein Flüssigkeitstropfen aus dem Gefäßbündel austrat. Daß dieser aus dem Gefäßteil stamme, galt für selbstverständlich. Nachdem aber HABERLANDT[69]) gezeigt hatte, daß in diesem Tropfen gewisse Inhaltsbestandteile jener Schlauchzellen enthalten seien, hielt er diese für die reizleitenden Elemente. Sie entsprechen den Gerbstoffschläuchen anderer Leguminosen, zeichnen sich aber vor diesen durch die zahlreichen, feinen, offenen Poren in den Querwänden aus. Diese Poren gestatten eine gewisse Verschiebung des ganzen Inhaltes der Schlauchzellen, und bei jeder Verletzung einer solchen Zelle tritt, wie bei den Siebröhren, reichlich Saft aus, der an seinen charakteristischen Bestandteilen kenntlich ist.

Gegen HABERLANDTS Anschauung spricht erstens der Ringelungsversuch, bei dem doch die Kontinuität der Schlauchzellen völlig unterbrochen ist, und zweitens die Tatsache, daß nicht nur Biophytum (S. 695), sondern auch manche andere Pflanzen mit ausgesprochener Reizleitung, so vor allem die der Mimosa nahestehende Gattung Neptunia, überhaupt keine Schlauchzellen besitzen, und daß auch die Nebenwurzeln von Mimosa frei von solchen Organen sind, obwohl auch sie einen Verwundungsreiz aufnehmen und leiten können. Endlich zeigt sich, daß der Verwundungsreiz bei den Ranken nach FITTINGS Beobachtungen in allen Zügen mit dem der Mimosa übereinstimmt; auch hier erfolgt eine Reizung nur, wenn der Zentralzylinder angeschnitten wird: auch hier tritt ein Flüssigkeitstropfen aus. Die Flüssigkeit stammt aber bei den Ranken nachweislich aus den Siebröhren — Schlauchzellen fehlen hier gänzlich. Deshalb sprach FITTING die Vermutung aus, daß auch bei Mimosa die Siebröhren das reizleitende Gewebesystem vorstellen. Ihre Verbreitung in der Pflanze spricht nicht dagegen.

Natur der Reizübertragung. Schon PFEFFER[71]) suchte es wahrscheinlich zu machen, daß eine Wasserbewegung im Gefäßteil die Reizübertragung besorge. Daß das Anbrennen eines Blättchens oder das Einschneiden in einen Stengel zu einer derartigen Wasserbewegung führen muß, ist klar; auch durch Biegen des Stengels, das nach GOEBEL[72]) zur Reizbewegung führt, müssen Wasserverschiebungen in den Gefäßen auftreten. Wie die Wasserbewegung zustande kommt, wäre dabei gleichgültig, nur plötzlich müßte sie entstehen, denn die mit der Transpiration verbundene Wasserbewegung ist notorisch ohne Erfolg. Auch HABERLANDT und FITTING nehmen solche plötzliche Flüssigkeitsbewegungen in den Schlauchzellen bzw. den Siebröhren an. Die Schlauchzellen scheinen mit ihren geschlossenen Wänden, die nur von feinsten Plasmaverbindungen durchbrochen sind, wenig geeignet zur raschen Fortleitung lebhafter Wasserströmungen. Es ist denn auch nicht gelungen, solche künstlich durch die Schlauchzellen durchzujagen, auch nicht unter Anwendung hoher Drucke. Zweifellos sind die Siebröhren in dieser Hinsicht günstiger gebaut. Aber es verdient doch hervorgehoben zu werden, daß alle Bemühungen, künstlich solche Flüssigkeitsbewegungen in der Mimose von einer Schnittfläche aus zu erzielen, z. B. durch Einpressen von Wasser, durch starke osmotische Saugung, niemals zu einer Reizung geführt haben[73]). Auch gibt es eine ganze Reihe von Pflanzen (Nep-

71) PFEFFER 1873 Jahrb. wiss. Bot. 9 308.

72) GOEBEL 1920 Entfaltungsbewegungen.

73) MAC DOUGAL 1896 Bot. Gaz. 22 293. Sehr interessant sind auch die Versuche GOEBELS (Entfaltungsbewegungen), Pflanzen erst etwas eintrocknen zu lassen und dann durch Begießen eine Reizbewegung zu erzielen. Sie verdienen eine eingehendere Bearbeitung.

tunia, Biophytum, manche Cucurbitaceenranken), bei denen trotz intensiver und schneller Reizung niemals ein Tropfenaustritt aus der Wunde zu beobachten ist; ein solcher muß aber unbedingt nachweisbar sein, wenn eine Strömung in den Siebröhren erfolgt.

Unter diesen Umständen verdient die neueste Untersuchung über die Reizleitung bei der Mimose ganz besondere Beachtung. Ricca[74]) gelang es, den Reiz durch eine Wassersäule hindurchgehen zu lassen, die — in einer Glaskapillare eingeschlossen — die Kontinuität der Pflanze unterbrach. Eine solche Wassersäule darf aber nur klein sein. Schon daraus folgt, daß es nicht Druckschwankungen sind, die sie durchsetzen. In der Tat nimmt Ricca auch an, daß chemische Substanzen, die beim Abtöten aller lebenden Zellen von Mimosa entstehen, die Reizübertragung besorgen. Sogar artfremde Stoffe sollen in diesem Sinne wirken können. Der Grundversuch Riccas konnte von Lieske[75]) nicht bestätigt werden, und es ist nicht abzusehen, wie solche Stoffe mit einer der Reizleitung entsprechenden Geschwindigkeit in den Gefäßbahnen sich bewegen sollten. In akropetaler Richtung könnte man allenfalls die Transpiration verantwortlich machen, und in der Tat hat Ricca Beobachtungen mitgeteilt, nach denen bei weitgehender Einschränkung der Transpiration die Reizleitung sehr erschwert sein soll. Allein die basipetale Leitung kann nicht wohl durch Transpiration erklärt werden. — So bleibt auch heute noch das Problem der Reizleitung bei der Mimose zu lösen.

Wenn die Reizübertragung bei Mimosa und verwandten Fällen durch Flüssigkeitsströmungen erfolgt, dann hätten wir es hier mit einer Reizleitung zu tun, die weit abweicht von dem, was wir z. B. bei der phototropischen Reizleitung gesehen haben. Dort wird eine Folge der Lichtwirkung, aller Wahrscheinlichkeit nach eine photochemisch entstandene Substanz, von Zelle zu Zelle weitergegeben, hier aber wird der Reiz selbst geleitet. Denn die Flüssigkeitsbewegung kann kaum anders wirken als dadurch, daß sie, an den reizbaren Gelenken angekommen, hier wie ein Stoß von außen eine Erschütterung verursacht. Eine weitere Differenz gegenüber anderen Reizerscheinungen ergibt sich ferner auch noch insofern, als dort die Reizleitung erst nach einem Reizerfolg eintreten kann, während wir hier nach dem Einschneiden in beliebige Gefäßbündel keinen Reizerfolg erwarten dürfen; ein solcher wird wohl erst nach Transmission des Reizes in den Gelenken selbst auftreten. Wenn freilich der Wundreiz das reizbare Gelenkpolster selbst trifft, so wird zuerst Reizung eintreten. Man stellt sich aber vor, daß die aus den Gelenkzellen ausgestoßene Flüssigkeit in die reizleitenden Zellen übertritt, und daß auch in diesem Fall eine Flüssigkeitsbewegung und nicht ein Reizerfolg sich fortpflanzt. Fortpflanzung eines Reizerfolges kann aber vielleicht im Gelenk selbst von Zelle zu Zelle stattfinden[76]).

74) Ricca 1916 Nuovo Giornale bot. ital. **23** 1. Auszug in Arch. ital. de biol. **65** 219.

75) Lieske 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 348.

76) Auch bei den Wundreizbewegungen der Ranken begegnet die Annahme einer grobmechanischen Wirkung der Flüssigkeitsbewegung gewissen Schwierigkeiten. Wir wissen ja, daß durch Flüssigkeitsstöße, die von außen kommen, kein Erfolg bei Ranken erzielt werden kann; da bleibt es unverständlich, daß im Innern auftretende Strömungen zur Reizkrümmung führen sollten.

Wenn jedoch die Anschauung Riccas sich beweisen ließe, dann würden die Verhältnisse bei der Mimose und beim Phototropismus nicht mehr so prinzipiell voneinander verschieden sein. Wie hier nach der Lichtwirkung, so dort nach Verwundung würden chemische Substanzen entstehen, die sich im Pflanzenkörper ausbreiten. Während aber bei der phototropischen Reizleitung diese Ausbreitung sehr wohl durch Diffusion erfolgen kann, verlangen die bei der Mimose festgestellten Geschwindigkeiten andere Prozesse. Auf alle Fälle muß man sagen, daß die Reizleitung der Mimose mit der der höheren Tiere nichts zu tun hat.

Ob die Reizleitung nach Berührung mit der nach Verwundung übereinstimmt, läßt sich nicht sagen. Daß die Annahme einer rein mechanischen Transmission des Reizes hier noch größeren Schwierigkeiten begegnet als bei dem Verwundungsreiz, hat Fitting[77]) ausgeführt.

Biophytum. Die geschilderte Reizbarkeit ist nicht auf die Mimose beschränkt. Unter den Leguminosen sind Neptunia oleracea und Desmanthus plenus, unter den Oxalideen Biophytumarten als stark reizbar bekannt. In geringerem Grade dürften aber wohl alle Leguminosen und Oxalideen, vielleicht überhaupt alle gelenkführenden Blätter für Erschütterung reizbar sein[78]). Nur bedarf es zum Auslösen der Bewegung hier stärkerer Reize und optimaler Außenbedingungen. Auch genügt vielfach ein Stoß nicht, um eine sichtbare Reaktion hervorzubringen, während nach mehreren, in ihren Wirkungen sich summierenden Stößen die Bewegung allmählich eintritt (Robinia, Oxalisarten). Sowohl in bezug auf die Empfindlichkeit als auch in der Geschwindigkeit der Reaktion steht also die Reizbarkeit dieser Pflanzen derjenigen der Ranken näher; die Empfindlichkeit für Kontakt ist demnach nicht scharf von der für Stoß geschieden, zwischen Mimosa und den Ranken als Extremen liegen viele verbindende Glieder. Auf diese alle im einzelnen einzugehen, ist uns nicht möglich; wir wollen nur noch einen kurzen Blick auf Biophytum sensitivum werfen, weil hier in mancher Hinsicht bemerkenswerte Verhältnisse vorliegen.

Die Blätter dieser Oxalidee sind einfach paarig gefiedert. An der Basis des Blattstieles und jedes Fiederblattes findet sich ein Gelenk. Aber nur die letzteren sind zu seismonastischen Bewegungen befähigt, bei denen sie eine Senkung erfahren. Biophytum apodiscias[79]) bewegt nach einer Erschütterung auch die ganzen Blattstiele, und zwar richtet es sie — umgekehrt wie Mimosa — steil in die Höhe. Wenige Minuten nach der Senkung der Blättchen beginnt wieder eine Hebung, doch wird diese auffallenderweise sehr bald wieder unterbrochen, und es beginnt eine neue Senkung. Da diese aber nicht mehr so tief geht und bald von einer zweiten Hebung abgelöst wird etc., so tritt das Blatt unter periodischen Oszillationen wieder in seine Ruhelage[80]). Aehnliche Oszillationen sind auch bei anderen

77) Fitting 1906 Erg. d. Physiol. **5** 246.

78) Hansgirg 1893 Physiologische und phykophytologische Untersuchungen. Prag. Weitere seismonastisch empfindliche Pflanzen führt Goebel 1920 (Entfaltungsbewegungen) S. 413 an.

79) Faber 1913 Ber. Bot. Ges. **31** 282.

80) Darwin 1881 Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen (Deutsch v. Carus). Stuttgart. Haberlandt 1898 Annales Buitenzorg. Suppl. **2** 33.

Reizbewegungen (z. B. nach thermonastischen Bewegungen) mancher Oxalideen bekannt, z. B. Averrhoa[81]). Biophytum und wohl überhaupt die seismisch reizbaren Oxalideen[82]) sind auch traumatisch reizbar. Dabei ist eine rasche und weitgehende Reizleitung beobachtet worden, die sich auch über tote Strecken fortpflanzt.

Die Bedeutung der seismonastischen Reizbarkeit der besprochenen Laubblätter für das Leben dieser Pflanzen ist noch recht wenig klar. Bei Mimosa gilt die Bewegung für eine Schreckbewegung; sie soll Tiere, welche die Pflanze schädigen könnten, verscheuchen. Ist nun eine derartige biologische Erklärung wohl überhaupt nie exakt zu beweisen, so trifft sie im vorliegenden Spezialfall noch auf eine besondere Schwierigkeit. Nur wenn die Bewegung schnell vor sich geht, kann sie einen Eindruck auf das störende Tier machen; größere Tiere werden durch den veränderten Anblick erschreckt, kleinere sollen durch die Bewegung des Blattes weggeschleudert werden[83]). Aber bei der großen Mehrzahl der auf Stoßreiz reagierenden Blätter erfolgen die Bewegungen auch nach kräftiger Erschütterung so langsam, daß diese Deutung nicht recht einleuchtend ist.

Dionaea. Auch bei der Insektivore Dionaea, sowie der sich eng an sie anschließenden Aldrovandia ist Seismonastie ausgebildet, und sie steht hier in offenkundigem Dienste des Insektenfanges. Daß die gefangenen Insekten dann verdaut werden können, wurde früher besprochen. Die Blattfläche von Dionaea besteht aus zwei halbkreisförmigen Hälften, die in der Mitte durch die gelenkartige Mittelrippe verbunden sind und am Rande in eigenartige Zähne ausgehen. Auf der Oberseite jeder Blatthälfte stehen drei lange Borsten, die an ihrer Basis ein Gelenk tragen. Eine Berührung dieser Borsten veranlaßt das Blatt zu einer plötzlichen Schließbewegung, bei der die Oberseiten sich nähern, die Randzähne ineinander greifen. Die hierzu nötige Krümmung erfolgt vor allem in der Mittelrippe oder in der unmittelbaren Nachbarschaft derselben. Nach Brown[84]) erfolgt die Bewegung durch ein verstärktes Wachstum der Unterseite; das Wachstum erreicht in der kurzen Zeit der Krümmung einen viel größeren Wert als ohne Reizung in 24 Stunden. Dionaea schließt sich also in bezug auf die Ausführung ihrer Bewegungen vielmehr an die Ranken an als an die Mimose. In Beziehung auf die Empfindlichkeit erinnert sie aber durchaus an Mimosa; es ist also typische Seismonastie vorhanden, denn auch ein Wasserstrahl oder Reiben mit feuchter Gelatine führt zur Reizung. Uebrigens sind nicht nur die erwähnten Fühlhaare, sondern es ist die ganze Blattfläche, oben und unten, imstande,

81) Darwin s. 80. Bose 1913 Researches on irritability of plants New York.

82) Goebel 1920 Entfaltungsbewegungen.

83) Brieflich äußert sich Prof. Heinricher über die biologische Bedeutung der Mimosabewegung, wie folgt: In der Frage nach der biologischen Bedeutung der Bewegung der Mimosenblätter „möchte ich den Eindruck erwähnen, den ich im botanischen Garten zu Penang gewann. Dort trat mir Mimosa pudica zum erstenmal als dicht stehende üppige Unkrautpflanze, bis $^1/_3$ m und darüber hoch, entgegen. Trat man in das niedere Buschwerk, so entstand, infolge der äußerst prompten Reaktion, eine sozusagen leere, wie ausgebrannt erscheinende Lücke, und jeder Schritt vorwärts vergrößerte sie. Dasselbe Resultat wird sich beim Eindringen eines Rindes oder dergleichen Tieres ergeben — und ich glaube, daß die Pflanze durch dieses Nichteinladendwerden der Abäsung zum guten Teil entgeht.“

84) Brown 1916 Americ. Journal of Botany 3 68.

einen solchen Reiz aufzunehmen. Neben Stoß wirken auch noch Verwundungen, chemische und elektrische Einflüsse, Temperaturschwankungen auf ein Schließen der Blätter hin; es bleibt zu untersuchen, ob die Erfolge der verschiedenen Reize gleichartig sind.

Auch bei Dionaea tritt auf einen einzigen schwelligen Reiz die maximale Reaktion ein (Alles- oder Nichtstypus), wie bei Mimosa, wir kennen aber viel mehr Einflüsse, die zu submaximaler Reaktion führen als dort. Auch für elektrische Ströme[85]) ist eine Summation unterschwelliger Reize nachgewiesen, und in dieser Hinsicht gilt Aehnliches wie bei Mimosa. Dabei kann das zwischen den Einzelreizen liegende Zeitintervall auffallend groß sein, bis zu 3 Minuten. Je länger es ist, desto größer ist die Zahl der notwendigen Reize: 2 Induktionsstöße waren bei einem Intervall von 20 Sekunden, 8—9 bei 3 Minuten Intervall nötig. Bei zu kurzen Intervallen kann wie bei der Mimosa keine Summierung erfolgen, vermutlich weil dann die Reize wie ein Dauerreiz wirken, also keinen Eindruck machen. — Der Reiz, der auf der einen Blatthälfte ausgeübt wird, pflanzt sich mit sehr großer Geschwindgikeit auf die andere Hälfte fort, so daß das Zusammenklappen anscheinend gleichzeitig erfolgt. Die Reizleitung dürfte eine echte Leitung einer Induktion sein und im Grundgewebe, nicht im Gefäßbündelsystem erfolgen. — Auf die Schließbewegung der Blätter folgt wie bei Mimosa spontan die langsamer verlaufende Oeffnung.

Nach Brown und Sharp[86]) addiert sich ein unterschwelliger elektrischer mit einem unterschwelligen mechanischen Reiz zu einem schwelligen Reiz. Demnach hätten Stoßreiz und elektrischer Reiz gleiche Induktion zur Folge. Das gilt aber für die anderen Reizarten nicht. Für die Schließbewegung nach Einwirkung von heißem Wasser (65° C) auf der Oberseite oder Unterseite des Blattes, die überhaupt noch nähere Untersuchung verdient, läßt sich das freilich nicht sicher sagen, wohl aber für die chemische Reizung. Diese erfolgt durch stickstoffhaltige Körper auch an solchen Blättern, die seismisch gar nicht reaktionsfähig sind; sie erfolgt außerdem mit ungemein viel geringerer Geschwindigkeit.

Blüten. Außer bei Laubblättern sind seismonastische Bewegungen auch an Staubgefäßen, Griffeln und Narben beobachtet. In Beziehung auf Empfindlichkeit und Mechanik der Einkrümmung stimmen gewisse Staubgefäße vollkommen mit Mimosa überein; die von ihnen ausgeführten Bewegungen haben aber eine ganz andere biologische Bedeutung. Wir halten uns an die Cynareen, speziell Centaurea[87]). Die fünf Staubbeutel sind verwachsen und bilden eine Röhre um den Griffel (Fig. 137 *I*); von dieser gehen die fünf freien Filamente ab, die weiter unten an der Korolle inseriert sind. Werden die Filamente berührt, so verkürzen sie sich; dadurch wird die Antherenröhre herabgezogen (Fig. 137 *II*, 1 u. 2), und die Pollenkörner werden von den Fegehaaren des Griffels herausgebürstet; die Reizbewegung ist also offenbar eine Einrichtung zur Bestäubung der Pflanze durch Insekten. Macht man die Beobachtungen an Blüten, denen die Korolle entfernt wurde, so zeigen sich die Filamente im reizempfänglichen

85) Burdon-Sanderson 1882 Biol. Cbl. **2** 481. Steinach 1908 Pflügers Archiv **125**.
86) Brown and Sharp 1910 Bot. Gaz. **49** 290.
87) Juel 1906 Bot. Studier til. Kjellman 1. Pfeffer Anm. 50.

Zustand nach außen gekrümmt; bei der Verkürzung nach Reiz strecken sie sich gerade. Auf die Berührung reagiert nur das direkt betroffene Filament, eine Reizleitung findet nicht statt, wohl aber werden durch die mit der Kontraktion eines Filamentes verbundene Zerrung die benachbarten Staubfäden gereizt. Nach LINSBAUER[88]) dauert es bei gut reizbaren Staubfäden von Centaurea americana weniger als eine Sekunde, bis nach Berührung die Kontraktion erfolgt. Diese wird in 7—13 Sekunden ausgeführt, und in den folgenden 50—60 Sekunden wird wieder die ursprüngliche Länge des Staubfadens erreicht, womit dieser dann wieder reizbar ist. Die Versuche können auch am einzelnen isolierten Filament gemacht werden. So läßt sich leicht konstatieren, daß die Ver-

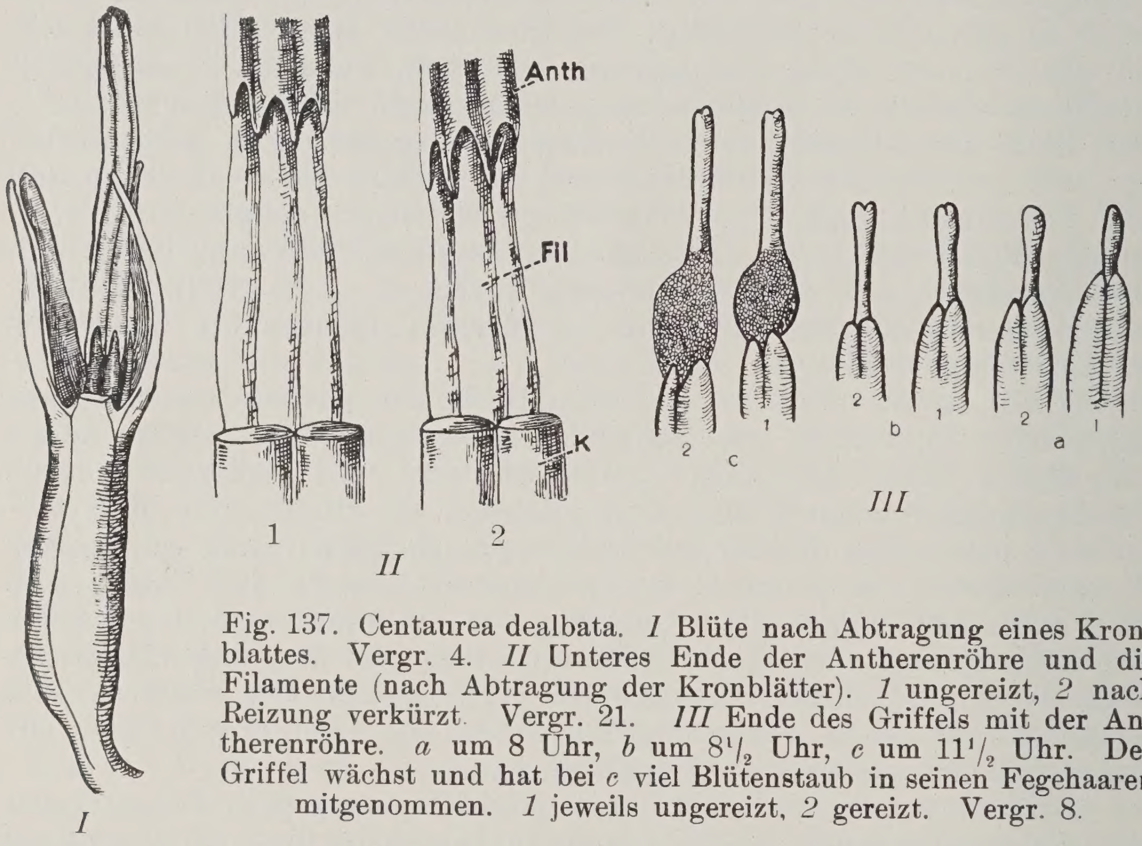


Fig. 137. Centaurea dealbata. *I* Blüte nach Abtragung eines Kronblattes. Vergr. 4. *II* Unteres Ende der Antherenröhre und die Filamente (nach Abtragung der Kronblätter). *1* ungereizt, *2* nach Reizung verkürzt. Vergr. 21. *III* Ende des Griffels mit der Antherenröhre. *a* um 8 Uhr, *b* um 8½ Uhr, *c* um 11½ Uhr. Der Griffel wächst und hat bei *c* viel Blütenstaub in seinen Fegehaaren mitgenommen. *1* jeweils ungereizt, *2* gereizt. Vergr. 8.

kürzung bei der Reizung 10, 20, selbst 30 Proz. der ursprünglichen Länge betragen kann. Das Filament hat einen sehr einfachen anatomischen Bau: ein dünnes Gefäßbündel wird von dem allein reizbaren Parenchym umgeben. Dieses verliert durch die Reizung an Expansionskraft, und es tritt, wie bei Mimosa, Wasser in die Interzellularen, während das Volumen des Filamentes beträchtlich abnimmt. Hat man die Interzellularen zuvor mit Wasser injiziert, so tritt dieses bei der Reizung an der Schnittfläche aus, während für gewöhnlich die Interzellularen zur Aufnahme der ausgeschiedenen Flüssigkeit genügen. Bei den Cynareen läßt sich mit Sicherheit nachweisen, daß an der Abnahme der Expansion die Zellhaut nicht beteiligt ist, denn ihre Elastizität ist in dem eben kontrahierten Filament gerade so groß, wie in dem expandierten, das man, zur Vermeidung einer Reizung durch den Zug, zuvor chloroformiert hat. Auch während der Reizung ändert sich nichts in der Beschaffenheit

88) LINSBAUER 1905 Sitzber. Wien **114** I 809.

der Membran, denn ein Gewicht, das ein eben kontrahiertes Filament auf die ursprüngliche Länge dehnt, genügt auch, um jede Kontraktion bei der Reizung zu verhindern[50][52]). Es muß bei der Reizung eine Abnahme des Druckes des Zellinhaltes, also des osmotischen Druckes, eintreten, die sich nach PFEFFER auf 1 bis 3 Atmosphären belaufen dürfte. Die Pflanze nutzt indes nicht den ganzen elastischen Spielraum der Membran aus. Das nach Reizung kontrahierte Filament kann durch Plasmolyse noch beträchtlich mehr verkürzt werden; das expandierte andererseits kann innerhalb der Elastizitätsgrenze noch mechanisch gedehnt werden. Die durch Plasmolyse spannungslos gewordene Zellhaut erfährt keine dauernde Verlängerung, wenn sie durch Zug um 100 Proz. verlängert worden ist. In Beziehung auf ihre Dehnbarkeit stehen die Cynareenfilamente ganz einzig in der Pflanzenwelt da (vgl. S. 239).

Die Bewegungen der Cynareenfilamente werden traditionsgemäß im Anschluß an die Mimose behandelt, weil der Reizanlaß der gleiche ist und weil hier wie dort Turgorerniedrigung zur Ausführung der Reaktion dient. Aber eigentliche *nastische* Bewegungen liegen bei den Cynareen nicht vor. Diese Filamente sind gewiß nicht radiär gebaut; das zeigt sich schon an der regelmäßigen Außenkrümmung, die sie erfahren, wenn die Korolle entfernt wird, oder wenn, nach erfolgter Reizung, wieder eine Verlängerung eintritt. Man wird aus ihr schließen, daß die Außenseite ein stärkeres Expansionsbestreben hat und deshalb wohl auch bei der Reizung eine größere Turgorsenkung erfährt als die Innenseite. Echte nastische Bewegungen finden sich dagegen bei Berberis, und sie sind bei anderen Filamenten mit tropistischen Krümmungen kombiniert.

Außer bei den Cynareen finden sich reizbare Filamente auch noch bei vielen Compositen aus den anderen Unterfamilien[89]), und Krümmungen von Filamenten auf Stoßreiz treten ferner bei Cacteen, Cistineen, Mesembryanthemaceen, Tiliaceen, Portulacaceen und Berberideen auf. Die Filamente dieser Pflanzen sind teilweise echt nastisch und reagieren dann nach Stoß an jeder beliebigen Flanke entweder mit einer Krümmung nach innen (Berberis, Opuntia) oder nach außen (Sparmannia); es gibt aber auch Filamente, die mehr oder minder deutlich *tropistisch* reagieren. So erfolgt bei Portulaca die Krümmung entgegen der zuvorigen Einbiegung, bei Abutilon gegen die berührte Seite. Bei Sparmannia findet sich eine Kombination von Nastie und Tropismus; hier tritt auch zugleich sehr ausgeprägte Reizleitung auf. Für einzelne Fälle [z. B. besonders genau für Berberis[90])] ist nachgewiesen, daß Reizbarkeit und Reaktion im wesentlichen mit Mimosa übereinstimmt. In anderen Fällen besteht vielleicht auch Empfindlichkeit für andersartige Reize; so soll nach HABERLANDT bei Opuntia ein *Längszug* einen viel wirksameren Reiz abgeben als ein beliebiger Stoß. Auf die Haarbildungen an diesen Staubfäden, die von HABERLANDT[91]) teils als Sinneszellen, teils als Stimulatoren gedeutet werden, können wir hier nicht eingehen.

---

89) HANSGIRG 1890 Bot. Cbl. 43 409.

90) PFEFFER 1873 zit. in 87. JUEL 1906 zit. in 87.

91) HABERLANDT 1906 Sinnesorgane zur Perzeption mechan. Reize. 2. Aufl. Leipzig.

Neben vereinzelten „reizbaren“ Griffeln [Arctotis[92]] sind namentlich Narben bekannt, deren beide Schenkel sich auf Stoßreiz hin bis zur Berührung nähern; sie treten besonders in den Familien der Scrophularineen, Acanthaceen, Pedalineen, Bignoniaceen und bei den Capparideen auf. Wir halten uns an Mimulus[93]). Die Reaktion besteht hier in einer Verkürzung der ganzen Narbe; dabei verkürzt sich aber die Innenseite ungefähr doppelt so stark wie die Außenseite, und so kommt es zum Schließen der Narbe. Dieses dauert aber bei Aufhören des Reizes nur wenige Minuten, dann setzt wieder die Oeffnungsbewegung ein. Bei dauerndem Reiz aber bleibt die Narbe im Gegensatz zu vielen seismonastischen Organen dauernd geschlossen. Zur Reizung genügt übrigens die Berührung eines Narbenlappens. Es findet eine rasche Reizleitung zum anderen Lappen statt, die auch nach Durchschneidung des Gefäßbündels erfolgt, also im Parenchym stattfinden kann. Oekologisch kann man diesen Bewegungen höchstens insofern eine Bedeutung beilegen[94]), als sie eine Selbstbestäubung der Blüte verhindern können, da ein Insekt beim Herausgehen aus der Blüte den dort gesammelten Pollen nicht absetzen kann.

Seismonastisch empfindlich ist auch das Labellum der Orchidee Masdevallia muscosa[95]). Es besteht aus zwei durch ein Gelenk getrennten Teilen, von denen der untere mit einem Haarkamm versehen ist. Die Reizempfindlichkeit ist auf diesen Kamm beschränkt, und nur wenn er berührt wird, klappt der untere Teil des Labellum nach oben. Die Bedeutung der Reizbarkeit soll hier darin liegen, daß die Blüte besuchende Insekten genötigt werden, an einer ganz bestimmten Stelle die Blüte zu verlassen, nämlich da, wo ihnen der Pollen aufgeladen werden kann. In physiologischer Hinsicht bleibt noch fast alles aufzuklären. Merkwürdig ist, daß auch Schlafbewegungen von diesem Labellum ausgeführt werden.

Stoßreizbarkeit liegt auch bei Catasetum[96]) vor, dessen eigenartige Schleuderbewegung schon früher geschildert wurde (S. 247). Auch sie hängt schließlich mit einer nastischen Bewegung zusammen, die freilich wesentlich anders zustande kommt als die Mehrzahl der seismonastischen Bewegungen, denn das gespannte Organ (Stipes), das die Krümmung ausführt, ist tot. Das reizaufnehmende Organ aber reagiert wie die Mimose auf Stoß und Verwundung, wobei noch zu bemerken ist, daß zwar Anbrennen, nicht aber Schwefelsäure und kochendes Wasser zu einer Reaktion führt.

Endlich sei noch auf die Blumenkronen gewisser Enziane[97]) hingewiesen, die ebenfalls seismonastische Bewegungen von ganz unbekannter Bedeutung ausführen.

---

92) Minden 1901 Flora **88** 238.

93) Lutz 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 289. Lloyd Plant World **14** 257. Ref. im Bot. Cbl. **119** 515.

94) Kniep 1913 Nastien. Handwörterbuch f. Naturwissenschaft, Artikel Reizerscheinungen.

95) Oliver 1887 Annals of Bot. **1** 250. Jungermann 1921 Ber. Bot. Ges. **39** 296. Goebel Entfaltungsbewegungen.

96) v. Guttenberg 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 374.

97) Seeger 1912 Sitzber. Wien. Akad. **121** (I) 1089. Bremekamp 1915 Rec. trav. bot. néerl. **12** 27.

3. Thigmonastie.

Nastische Bewegungen, die nach einem Kontaktreiz erfolgen, wie wir ihn bei den Ranken näher studiert haben, heißen thigmonastische Krümmungen. Thigmonastie findet sich vor allem bei den Tentakeln von Drosera[98]). Die Krümmungen, die diese Pflanze nach einem „Kitzelreiz“ ausführt, stehen sichtlich im Dienste der Insektivorie. Bei unserer heimischen Drosera rotundifolia sind die Blätter fast kreisrunde Scheiben, die an langem Stiel inseriert sind. Die Oberseite der Scheibe ist etwas konkav und mit den Tentakeln besetzt. Dies sind Drüsen, die in der Mitte des Blattes kurz gestielt sind und aufrecht stehen, während sie an der Peripherie lang gestielt und nach außen zurückgebogen sind (Fig. 138). An jeder Drüse haftet ein schleimiges Sekret, das in der Sonne wie ein Tautröpfchen funkelt und zu der deutschen Benennung der Pflanze, „Sonnentau“, geführt hat. Das klebrige Sekret hält kleine Insekten, die zufällig

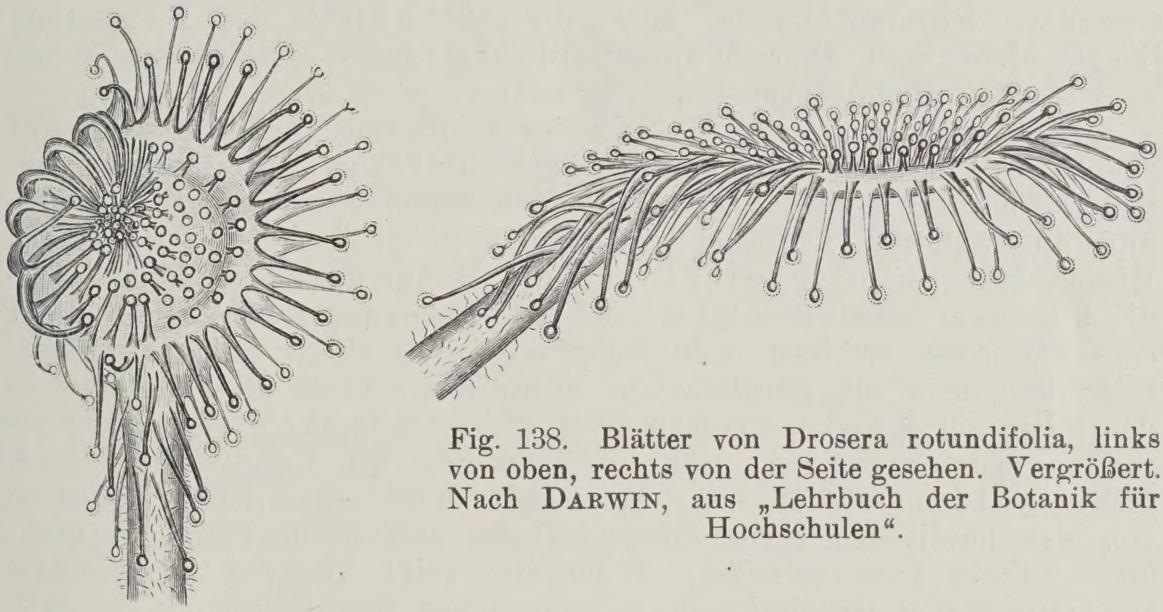


Fig. 138. Blätter von Drosera rotundifolia, links von oben, rechts von der Seite gesehen. Vergrößert. Nach DARWIN, aus „Lehrbuch der Botanik für Hochschulen“.

auf das Blatt geraten sind, fest, und durch die weiteren Ausscheidungen der Drüsen, die uns an dieser Stelle nicht interessieren (vgl. Bd. I), wird dann die Verdauung eingeleitet. Die langgestielten Randtentakel fassen wir zunächst ins Auge; sie allein sind zu thigmonastischen Bewegungen befähigt, während die scheibenständigen kurzen Tentakel keine solche Krümmungen ausführen. Wir haben die Art der Reizbarkeit, den Ort der Reizaufnahme und die Ausführung der Krümmung zu untersuchen.

Die wirksamen mechanischen Reize sind Kontaktreize, wie bei den Ranken. DARWIN[98]) zeigte, daß indifferente Flüssigkeiten, wie Wasser, keinerlei Effekt hervorbringen, auch wenn sie mit ansehnlicher Kraft auf die Tentakel aufprallen; PFEFFER[98a]) wies nach, daß Gelatinestäbe (wie bei den Ranken) ebenfalls unwirksam sind. Dagegen führen feste, unlösliche Körper von erstaunlich geringem Gewicht, wenn sie nur durch das Sekret durchzusinken vermögen,

98) DARWIN 1876 Insektenfressende Pflanzen. (Deutsch v. CARUS.) Stuttgart.
98a) PFEFFER 1885 Unters. Tübingen 1 483.

bei längerem Kontakt zu energischen Krümmungen. Auch durch Streichen mit einem Pinsel oder Holzstäbchen kann man reizen, doch bedarf es zur Erzielung eines Erfolges mehrerer Berührungen hintereinander. In diesem Punkt weicht Drosera von den Ranken ab, denn bei diesen genügt ein einziger Kontakt, der allerdings aus zahlreichen Einzelreizen besteht. Wiederum Darwin verdanken wir den Nachweis, daß die Reizaufnahme ausschließlich in der Drüse stattfindet, und Haberlandt fand in den Epidermiszellen derselben eigenartige Einrichtungen auf, die den Fühltüpfeln der Ranken entsprechen. Ob das Köpfchen des Tentakels oben oder an einer Flanke berührt wird, macht für die Intensität und die Richtung der Krümmung gar nichts aus. Tentakel, denen das Köpfchen genommen ist, können keinen Berührungsreiz aufnehmen. Die Krümmung erfolgt immer so, daß die Oberseite des Tentakels konkav wird, und sie wird ausschließlich vom Tentakelstiel besorgt. Und zwar beginnt sie an der Basis, also an dem von der Reizstelle am weitesten entfernten Ort, und schreitet von hier nach oben fort. Genauere Untersuchungen über die Mechanik der Krümmung liegen nicht vor; aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt sie genau so wie nach chemischem Reiz (S. 403).

Nicht nur auf direkten Reiz des Köpfchens, sondern auch auf zugeleiteten Reiz sprechen die Droseratentakel an. Werden die zentralen Tentakel berührt, so strahlt von ihnen ein Reiz allseits aus, und alle anderen Tentakel krümmen sich nach dem Zentrum zu. Dieses Mal reagieren nicht nur die Randtentakel, sondern auch die kürzeren Scheibententakel, und die Bewegungen sind nicht mehr rein nastische, sondern mehr oder minder deutlich tropistische. Das sieht man am deutlichsten, wenn nicht eine Stelle genau in der Mitte der Scheibe, sondern deren zwei etwas exzentrisch gelegene Stellen benutzt werden. Dann wenden sich die Randtentakel nach diesen beiden Stellen hin. Wie weit diese tropistische Reaktion von der nastischen Krümmungsrichtung abweichen kann, verdient noch nähere Untersuchung. Jedenfalls zeigt Drosera interessante Uebergänge von tropistischer zu nastischer Reaktion.

Ranken. Die Bewegungen der Ranken nach Berührungsreiz wurden oben (S. 348) als tropistische bezeichnet. Ohne Einschränkung richtig ist das für die allseits haptotropisch empfindlichen. Für die einseitig haptotropisch empfindlichen könnte man wohl auch, wie Kniep[99]) ausgeführt hat, von Thigmonastie sprechen. Erst recht nastischer Natur sind die früher (S. 349) besprochenen Alterseinrollungen.

4. Chemonastie.

Drosera ist auch chemisch reizbar, und die chemischen Reize wirken im allgemeinen viel intensiver als die mechanischen, was sich in der Schnelligkeit der Bewegung und namentlich auch in der Dauer der Einkrümmung zeigt. Darwin konnte für die allerverschiedensten Substanzen, wenn sie in Lösung auf das Droserablatt gebracht wurden, Reizung feststellen. Darunter befinden sich auch solche, die offenbar weder nützlich noch schädlich

---

99) Kniep 1913 Handwörterb. d. Naturw. 8 281.

für das Blatt sind, andererseits notorische Gifte, wie z. B. Sublimat, endlich aber auch Nährstoffe, die entweder, wie viele Ammoniaksalze oder Phosphate, sofort absorbiert werden können oder, wie Eiweiß und eiweißhaltige tierische Körper, erst durch das Drüsensekret verdaut werden müssen. Auch beim chemischen Reiz ist zu unterscheiden zwischen direkter Reizung und zugeleitetem Reiz. — Der direkte Reiz kann durch das Drüsenköpfchen der Randtentakeln aufgenommen werden, doch scheint nicht untersucht zu sein, ob das auch durch den Tentakelstiel möglich ist.

Der Krümmungsvorgang nach chemischem Reiz ist von Hooker[100]) genauer untersucht worden, er erfolgt durch ungleichseitiges Wachstum unter gleichzeitiger Wachstumsbeschleunigung der Mittellinie, also ganz so wie bei den Ranken oder den thermonastischen Blütenblättern. Die Einkrümmung beginnt an der Basis der

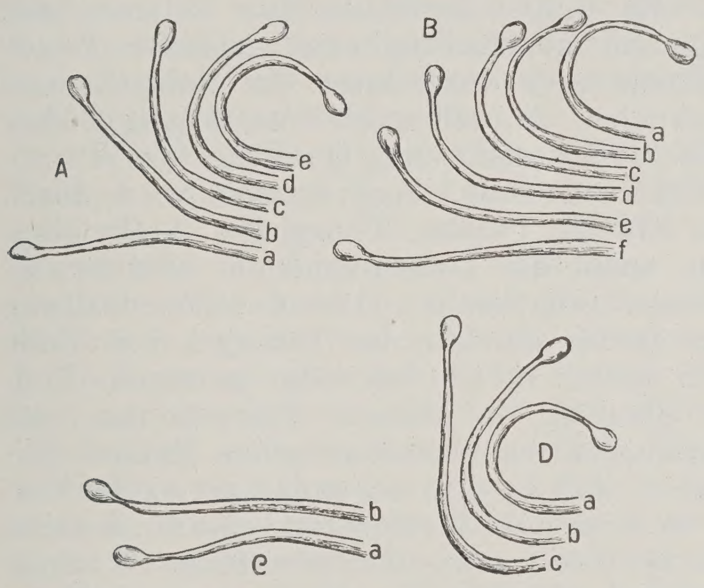


Fig. 139. Tentakel von Drosera rotundifollia in Seitenansicht nach Hooker. Vergr. 22. A *a* vor der Reizung, *b—e* Fortschreiten der Einkrümmung. B Fortschreiten der Rückkrümmung. C Ein und derselbe Tentakel. *a* vor, *b* nach der Reizung. Längenwachstum. D Endstadien der Einkrümmung desselben Tentakels. *a* nach der ersten, *b* nach der zweiten, *c* nach der dritten Reizung.

Tentakel, und schreitet von hier aus apikalwärts fort. Die vom Reiz zuerst getroffenen Teile reagieren also am spätesten. Die Reizleitung erfolgt mit sehr ansehnlicher Geschwindigkeit; die etwa 2 mm lange Strecke kann in 10 Sekunden zurückgelegt sein. Der Verlauf der Krümmung ist durch Fig. 139, A dargestellt. Das Endstadium e ist in 3 h 15′ erreicht, und alsbald beginnt eine Rückkrümmung *B a—f*, die viel langsamer erfolgt und erst in fast 24 Stunden den Tentakel in die Ausgangsstellung *f* zurück bringt. Während der Rückkrümmung findet auch eine Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit in der Mittellinie statt und der Tentakel ist nach einer solchen Reizung um 0,43 mm gewachsen (Fig. 139 C). Bei einer zweiten Reizung wächst er 0,37 mm, bei der dritten 0,24 mm. Jetzt ist er ausgewachsen und kann keine weiteren Reizkrümmungen mehr ausführen. Bei der zweiten und dritten Reizung beschränkt sich die Krümmung immer mehr auf die Basis, während bei der ersten schließlich der ganze Tentakel gekrümmt ist. Ob die Reizung erneutes Wachstum auslöst oder nur ein vorhandenes steigert, ist nicht festgestellt worden.

---

100) Hooker 1916 Bull. Torrey botan. Club **43**.

Betrachten wir nun die Krümmung der Tentakel auf zugeleiteten Reiz. Ueber die Reizleitung selbst ist freilich sehr wenig bekannt. Es ist nicht einmal sichergestellt, ob sie sich im Parenchym der Blätter[98]) oder in den Gefäßbündeln[101]) vollzieht. Soviel wir wissen, gehen die Impulse ausschließlich von den auf der Scheibe stehenden kurzen Tentakeln, nicht aber von den randständigen aus. Der übermittelte Impuls wirkt dann von unten kommend direkt auf die Bewegungszone; daß er nicht erst bis zum Köpfchen geleitet werden muß, ergibt sich daraus, daß auch köpfchenlose Tentakel[98]) auf zugeleiteten Reiz reagieren, während sie direkt nicht reizbar sind. Diese Tatsache beansprucht neben ihrer großen generellen Bedeutung auch noch ein spezielles Interesse, insofern sie gewisse Erscheinungen bei Drosera, nämlich die „Zusammenballung" (Aggregation)[102]) im Zellsaft der Tentakelzellen, richtig zu beurteilen erlaubt. Wird das Köpfchen eines Tentakels gereizt, so treten in seinen Zellen eigenartige Veränderungen auf. Es nimmt zunächst das Volumen des Protoplasmas erheblich zu, und gleichzeitig setzt lebhafte Bewegung in ihm ein. Die Vakuole aber verkleinert ihr Volumen und zerfällt in viele kleine Vakuolen, in denen oft Ausfällung bisher gelöster Stoffe erfolgt. Es findet also eine Quellung des Protoplasmas auf Kosten der Vakuolen statt. Aggregation wird durch verschiedene Stoffe erzielt: Eiweiß, Pepton, Phosphate, Aethylalkohol; sie kann nur eintreten, wenn das Drüsenköpfchen oder wenigstens der obere Teil des Stieles erhalten ist. Die Zusammenballung schreitet von der gereizten Drüse abwärts im Tentakel von Zelle zu Zelle fort und tritt auch später in den sekundär gereizten Tentakeln auf. Man könnte glauben, in diesem Fortschreiten der Aggregation liege die Transmission des chemonastischen Reizes. Genauere Beobachtung lehrt aber, daß in dem sekundär gereizten Tentakel die Zusammenballung nicht mit der Krümmung beginnt, sondern erst dann einsetzt, wenn die Drüse zu sezernieren anfängt. Auch in dem sekundär gereizten Tentakel schreitet also die Zusammenballung von oben nach unten fort und nicht wie der Krümmungsreiz von unten nach oben. Demnach steht also der ganze Prozeß sicher nicht mit den Krümmungen, dagegen wohl mit der Drüsensekretion in näherer Beziehung. Die Aggregation tritt auch bei Drosophyllum auf, wo die Krümmungsbewegung fehlt.

Manche Droseraarten, z. B. capensis, beschränken sich nach kräftiger Reizung nicht auf die Einkrümmung der Tentakel, sondern machen mit dem ganzen Blatt chemonastische Krümmungen, so daß die Oberseite konkav wird. Aehnliche Erfolge der chemischen Reizung beobachtet man auch bei Pinguicula. Näheres über diese Krümmungsvorgänge scheint nicht bekannt zu sein.

An dieser Stelle mag noch darauf hingewiesen werden, daß Drosera auch thermonastisch ist. Diese Reizbarkeit läßt sich nur durch ziemlich hohe Temperatur nachweisen; werden die Blätter am besten in reinem Wasser auf 40—50° erwärmt, dann krümmen sich die Tentakel gerade wie nach chemischer Reizung ein[103]).

Auch bei dem Objekt, bei dem die thigmotropische Empfindlich-

101) Batalin 1877 Flora **60** 36.
102) de Vries 1886 Bot. Ztg. **44** 1.
102a) Åkerman 1917 Botan. Notiser S. 145.
103) Darwin 1876 zit. in 98. Benecke 1909 Zeitschr. f. Bot. **1** 107.

keit die größte Bedeutung hat, bei den Ranken, treten chemonastische und thermonastische Krümmungen auf. Zu chemonastischer Bewegung führen nach CORRENS[104]) die verschiedensten Stoffe, wie Jodlösung, Essigsäure, Chloroform, Ammoniak. Hier wie auch bei der Chemonastie der Mimose, nimmt man an, daß der chemonastische Reizvorgang sich von dem thigmo- bzw. seismonastischen lediglich im Reizanlaß unterscheidet, während im übrigen der Reizverlauf ganz identisch sei. Anders bei Dionaea[98]), deren chemonastische Krümmungen sich wesentlich von der oben geschilderten seismonastischen unterscheiden. Vor allem setzt die Reizbewegung hier ganz außerordentlich langsam ein und führt erst nach Stunden zu völligem Verschluß. Dieser ist dann aber auch fester, die beiden Blatthälften sind dichter aneinander gepreßt, so daß der Hohlraum zwischen ihnen verschwindet. Die chemonastische Einkrümmung beginnt lokal an der Stelle, wo der Reiz erfolgt, und breitet sich von da aus. Daß es sich wirklich bei der Chemonastie um eine andere Reizbarkeit handelt als bei der Seismonastie, ergibt sich vor allem daraus, daß Blätter, die seismonastisch unempfindlich sind, chemonastisch noch gut gereizt werden können.

Wie FITTING zeigte, können bei gewissen, aber nicht bei allen Ranken auch durch Verwundung Einkrümmungen erzielt werden; auch diese erfolgen in einer ein für allemal gegebenen, von der Wundstelle unabhängigen Richtung, sind also ausgesprochen nastisch. Man kann sie durch Köpfen oder Abschneiden, überhaupt durch beliebige bis in den Zentralzylinder dringende Wunden erzielen. Bemerkenswert ist, daß nach basalen Wunden die Einkrümmung doch an der Spitze erfolgt, wobei weite und ungewöhnlich rasche Reizleitung zu beobachten ist. Man darf annehmen, daß auch hier schließlich eine Art von Chemonastie vorliegt, obwohl Genaueres über die Natur der wirksamen Körper nicht bekannt ist. Ob auch die nach PFEFFER ebenfalls zur Einkrümmung führenden Induktionsströme chemische Wirkungen haben, sei dahingestellt. Jedenfalls zeigen alle diese Erscheinungen, daß die Ranken, obwohl sie die als „Stoß“ und „Kontakt“ bezeichneten mechanischen Einflüsse zu unterscheiden wissen, doch außerdem auf viele andere Einwirkungen immer mit derselben Krümmung reagieren. Während die Pflanze vom Thigmotropismus der Ranken einen großen Nutzen hat, kann man die anderen Reizbewegungen dieser Organe gewiß nicht als „zweckmäßig“ bezeichnen.

Ein weiteres Beispiel für Chemonastie liefern die Krümmungen, die durch gewisse Verunreinigungen der Luft, wie z. B. Leuchtgas (sogen. Laboratoriumsluft) veranlaßt werden. Sehr deutlich sind diese z. B. bei Callisia repens[105]). Die Blätter krümmen sich schon bei Anwesenheit von Spuren solcher Stoffe epinastisch. Aehnlich verhält sich Ricinus communis[106]).

104) CORRENS 1896 Bot. Ztg. **54** 1. Man vgl. KNIEP 1913 Handwörterbuch d. Naturw. 8 281. Jena.

105) WÄCHTER 1905 Ber. Bot. Ges. **23** 379.

106) HARVEY 1913 (Bot. Gaz. **56** 439) Bot. Cbl. **131** 250.

5. Rückblick auf die Krümmungsbewegungen.

Der erste Eindruck, den der Laie von der Pflanzenwelt hat, ist der der Bewegungslosigkeit. Schon jetzt, wo wir nur die Lage- und Formveränderungen der festgewurzelten Gewächse studiert haben und die Ortsveränderungen freibeweglicher Pflanzen noch nicht kennen, müssen wir zugeben, daß dieser Eindruck ein ganz falscher ist. Genauere Beobachtung hat uns ja mit einer Fülle von Bewegungen bekannt gemacht, und diese sind nur deshalb weniger auffallend als die Bewegungserscheinungen bei den Tieren, weil sie meistens langsamer verlaufen. Es ist aber selbstverständlich, daß für die wissenschaftliche Betrachtung die Schnelligkeit einer Bewegung nicht in erster Linie in Betracht kommt; wir fragen vielmehr zunächst nach der Art der Bewegung, nach ihren Ursachen, nach den Mitteln, mit denen sie ausgeführt wird, und endlich nach der Bedeutung, die ihr für das Leben des Organismus zukommt. Die bisher besprochenen Bewegungen waren nun Krümmungsbewegungen, die wir in Tropismen und Nastieen getrennt haben, die, gleichgültig ob sie in letzter Linie durch Wachstum oder Turgordruck ausgeführt werden, alle das gemein haben, daß sie auf einen äußeren Reiz hin erfolgen. Sie heißen deshalb auch Reizbewegungen und werden den endonomen (autonomen) oder spontanen Bewegungen gegenübergestellt; auch als „induzierte" oder als „paratonische" Bewegungen werden sie bezeichnet. Den Unterschied zwischen beiden haben wir schon S. 251 kurz begründet; ehe wir aber jetzt die endonomen Bewegungen näher studieren, müssen wir ihre Differenz gegenüber den Reizbewegungen dadurch etwas genauer zu präzisieren suchen, daß wir die allgemeinen Charakterzüge der Reizerscheinungen schärfer hervorheben, als das bisher geschah[1]).

Die Reizbewegungen kommen nur unter dem ständigen Einfluß der Außenwelt auf die Pflanze zustande, und dieser Einfluß der Außenwelt ist ein doppelter: sie liefert einmal die allgemeinen (formalen) Bedingungen, ohne die eine Reizbewegung so wenig zustande kommt wie irgendeine andere Lebenserscheinung; sie gibt andererseits auch die spezifischen Reize ab. Beide Wirkungen der Außenwelt bedürfen jetzt näherer Erläuterung, wobei wir mit den Reizen beginnen.

I. Reiz.

„Mit dem Worte Reizbarkeit bezeichne ich die nur den lebenden Organismen eigentümliche Art, auf Einwirkungen, welche dieselben treffen, zu reagieren." So schrieb Sachs 1882 in seinen Vorlesungen. Er betonte dabei erstens die allgemeine Verbreitung der Reizbarkeit im Pflanzenreich und zweitens das Protoplasma, die lebende Substanz, als deren Sitz. Das waren Fortschritte von tiefgehender Bedeutung. Allein den Versuch, näher zu analysieren, worin denn nun eigentlich die „eigentümliche" Art der Reaktion des Organismus

1) Vgl. besonders Pfeffer 1893 Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Ges. d. Naturf. u. Aerzte). Noll 1896 Sinnesleben der Pflanzen. Ber. Senckenberg. Ges. Frankfurt. Fitting 1905—06 Ergebnisse der Physiologie **4** 684; **5** 155; 1907 Jahrb. wiss. Bot. **44** 177.

auf die Außenwelt bestehe, diesen Versuch finden wir erst bei PFEFFER. Dieser hat unter Hinweis auf die ältere tierphysiologische Literatur die Definition der Reize gegeben, die wir bisher verwendet haben und die jetzt etwas kritischer betrachtet werden soll.

Die Reizbewegungen werden von PFEFFER als ausgelöste Bewegungen[2]) bezeichnet. Damit soll gesagt sein, daß die als Reiz wirkenden Faktoren nur die Veranlassung für den Organismus sind, mit Hilfe der eigenen Energiemittel die Bewegung auszuführen. Die Reizursache liefert also nie die Energie für das Geschehen. Das ergibt sich schon daraus, daß keine bestimmte Proportion zwischen dem Energiewert des Reizes und der ausgelösten Reaktion bestehen muß. Man sagt, der Reiz löse die Reaktion aus, er veranlasse oder induziere sie, und deshalb spricht man von induzierten Bewegungen; man schreibt ferner der Pflanze die Fähigkeit zu, den Reiz „wahrzunehmen" (zu „perzipieren") oder ihn aufzunehmen (zu „rezipieren"). Was wir bisher von Bewegungsreizen kennen gelernt haben, waren äußere Reize; das Licht, die Wärme, die Elektrizität, die Schwerkraft, chemische und mechanische Einwirkungen von Körpern; so gut wie bei der Formbildung der Pflanze existierten aber auch bei den Bewegungen innere Reize, und von diesen wird alsbald noch zu sprechen sein.

Wenn das Wesen der Reizerscheinungen in Auslösungen liegt, so ist damit schon gesagt, daß es sich da um Vorkommnisse handelt, die nicht auf die Organismen beschränkt sind; wir bedienen uns vielmehr der Auslösungen ganz außerordentlich häufig bei unseren Mechanismen, und da bei diesen die Kausalzusammenhänge wegen der einfacheren Verhältnisse ungleich durchsichtiger sind als bei den Organismen, so können wir uns das Prinzip der Auslösungen an den Mechanismen viel leichter klar machen als an Organismen[3]). Wir wählen als Beispiel ein Läutewerk, daß durch Elektrizität getrieben wird. Es besteht aus der Klingel, den Elementen und der Leitung. Die elektrische Klingel ist der Mechanismus, der durch den aus den Elementen kommenden Strom in Gang gesetzt wird. Für gewöhnlich ist aber die Leitung, die von der Elektrizitätsquelle zu der Klingel führt, unterbrochen, und nur wenn sie „geschlossen" wird, tritt Läuten ein. Dieses Schließen der Leitung interessiert uns näher, denn es handelt sich dabei um die „Auslösung" der Klingeltätigkeit. Zur Unterbrechung und zum Schließen des Stromes verwendet man den Taster; die metallische Verbindung zwischen den Drahtenden wird durch Niederdrücken einer Metallfeder erzielt. Man sieht sofort ein, daß die Größe des aufzuwendenden Druckes in gar keiner Beziehung zu der Stärke des erfolgenden Glockensignals steht. Je nach der Konstruktion unseres Tasters wird ein leichter Fingerdruck genügen, oder es wird etwa des Aufwandes der ganzen Kraft eines Menschen bedürfen, um den Strom zu schließen; sowie aber der Druck stark genug ist, diese Schließung zu erzielen, dann funktioniert die Klingel in der gleichen Weise, solange der elektrische Strom, der sie jetzt durchfließt, ungeändert bleibt. Heben wir den Druck auf den Taster auf, so kehrt die Feder wieder in ihre Ruhelage zurück, der Strom hört auf und die Klingel steht still.

---

2) PFEFFER 1893 zit. in 1. Physiologie I 9 u. II 80.
3) Vgl. PFEFFER 1893 zit. in 1.

Es würde nun keine Schwierigkeiten verursachen, andere „Taster“ zu konstruieren, in denen ein Stromschluß anstatt durch eine mechanische Wirkung etwa durch Magnetismus, Elektrizität, Wärme oder Licht zustande käme. Wir brauchen die Konstruktion der betreffenden Apparate hier nicht zu schildern, es genügt, zu wissen, daß dieselbe für jeden einzelnen auslösenden Faktor eine andere sein muß. Bei gegebenem Bau des „Tasters“ reagiert also die Klingel nur auf eine einzige auslösende Ursache; der Mechanismus „spricht auf diese Einwirkung an“; man könnte auch sagen: er ist für diesen Faktor „empfindlich“. Es ist klar, daß ein mechanischer Druck auf eine beliebige Stelle des Systems außerhalb des Tasters, oder, allgemein gesagt, daß die auslösende Wirkung an einer anderen Stelle als am „Empfangsapparat“ vollkommen erfolglos bleibt.

Dieser einfache Apparat kann uns zur Erläuterung vieler Reizerscheinungen dienen. So wenig wie der Druck auf den Taster die Kraft liefert, die den Hammer bewegt, so wenig leistet etwa der „Kontakt“ bei der Ranke, der „Stoß“ bei der Mimose, die Schwerkraft bei geotropischen Bewegungen die Arbeit. Wir haben freilich gesehen, daß man anfangs beim Studium des Geotropismus den Versuch machte, die Schwerkraft als Energiequelle für die eintretende Krümmung hinzustellen. Was aber beim Geotropismus erst im Laufe vieler Jahre und durch ernste Arbeit erkannt wurde, das war beim Phototropismus selbstverständlich. Niemand konnte annehmen, daß die Stengel der Pflanze vom Sonnenlicht angezogen, die Wurzeln abgestoßen würden. Selbst die ältere Erklärung der phototropischen Erscheinungen (de Candolle) ist nicht mechanisch in dem Sinne gewesen, wie wir das jetzt meinen, sie hat doch immer mit einer „Reizwirkung“ des Lichtes gerechnet und ebenso rechnet die neueste Auffassung des Phototropismus, die Blaauwsche mit einer Reizwirkung; denn die sog. Lichtwachstumsreaktion ist eine solche.

Bleiben wir also einmal beim Geotropismus, so wäre die geotropische Krümmung als ausgelöste Reaktion dem Ertönen der Klingel in unserem Läutewerk gleichzusetzen. Die Tätigkeit der Klingel ist uns mechanisch begreiflich; wir verstehen, daß ein solcher Apparat vermöge seines Baues so und nicht anders funktionieren kann, wenn ihn ein elektrischer Strom durchfließt. Warum jedoch die Pflanze bei einseitiger Schwerewirkung gerade eine Krümmung macht, das wissen wir nicht, wir müssen aber annehmen, daß diese Erscheinung mit derselben Notwendigkeit aus der „Maschinenstruktur“ der Pflanze folgt, wie das Läuten aus der Struktur der elektrischen Klingel. Ganz irrevelant ist es, daß bei der Pflanze Turgor- oder Wachstumskraft, bei der Klingel die Elektrizität als Betriebskraft funktioniert. Dem auslösenden Druck auf den Taster ist die Wirkung der Schwerkraft auf die Pflanze gleichzusetzen; wiederum ist uns der Empfangsapparat beim Mechanismus völlig verständlich, während wir ihn beim Organismus vielfach gar nicht kennen. Wir können nur feststellen, wo der Empfangsapparat bei der Pflanze sich befindet, und wir haben gesehen, daß er in manchen Fällen mit der Reaktionszone zusammenfällt, in anderen räumlich von ihr getrennt ist.

Sehr viele Pflanzen führen Krümmungen, die sich von den geotropischen nicht oder nur in unbedeutenden Punkten unterscheiden, auch nach Einwirkung anderer Reize aus. Je nach der Natur

dieser Reize bezeichnet man die Bewegungen dann als photo-, chemo-, thermotropische etc. Diese Krümmungen verdanken also vermutlich der gleichen Maschinenstruktur ihre Entstehung, wie die geotropische, aber zur Aufnahme der betreffenden Reize werden wir einen anderen Bau der Empfangsapparate voraussetzen müssen; und zwar wird wohl für jeden Reiz ein spezifischer Empfangsapparat bestehen, so gut wie der Taster unseres Läutewerkes für Druck anders als für Elektrizität, Licht etc. eingerichtet sein muß. — Tritt uns so einerseits an der Pflanze die gleiche Reaktion bei ungleicher Reizung entgegen, so fehlt es doch nicht an Beispielen für das umgekehrte Verhalten: ungleiche Reaktion auf gleiche äußere Einflüsse. So reagiert unter der Einwirkung der Schwerkraft die Wurzel positiv, der Stengel negativ geotropisch; ferner veranlaßt derselbe äußere Faktor, der den einen Pflanzenteil zu einer Krümmung nötigt, einen anderen zu einer Torsion, und dieselbe ungleiche Beleuchtung, die Krümmungen bewirkt, kann auch die Symmetrie einer Pflanze beeinflussen, sie kann zu einseitiger Organbildung, z. B. zur Entstehung von Wurzeln, Wurzelhaaren oder Geschlechtsorganen auf der Schattenseite führen.

Die Pflanze ist demnach in mehrfacher Weise komplizierter als der einfache Mechanismus, das Läutewerk, dessen wir uns zur Illustration der Auslösungsvorgänge bedient haben. Wollen wir den Vergleich mit der Pflanze weiterführen, so müssen wir nicht nur verschiedene Taster an unserem Modell voraussetzen, die auf differente Außeneinflüsse ansprechen, sondern wir müssen auch dafür sorgen, daß der ausgelöste Strom nicht nur eine Klingel in Tätigkeit setzen kann. Wir müssen z. B. dem Strom außerdem die Möglichkeit geben, durch eine Glühlampe oder ein Silbervoltameter zu gehen. Sorgen wir dafür, daß der Strom bald in diesen, bald in jenen Apparat eintritt, so wird unser Modell je nach Umständen eine ganz verschiedene Arbeit leisten. Die Einschaltung eines der drei Apparate in den Stromkreis könnte durch äußere Umstände oder durch innere Bedingungen des Gesamtmechanismus veranlaßt werden. Von äußeren Umständen kommt entweder der auslösende Reiz selbst oder irgendein anderer Faktor in Betracht; innere Bedingungen könnten z. B. in der Art wirken, daß durch die Konstruktion des Apparates zunächst stets das Voltameter in Gang gesetzt würde, und daß darauf, wenn dieses eine gewisse Menge von Silber abgeschieden hat, die Klingel in Tätigkeit tritt; nach einer bestimmten Tätigkeit der Klingel oder des Voltameters könnte dann endlich die Lampe zu leuchten beginnen etc.

Mit solchen Annahmen haben wir aber noch nicht entfernt die Komplikation des Organismus erreicht. Vor allem haben wir daran zu denken, daß ein- und derselbe äußere Faktor in ganz verschiedener Weise auf die Pflanze einwirkt. So kann z. B. das Licht, wenn es in konstanter Intensität die Pflanze überall gleichmäßig trifft, den Anlaß zu einer Reizerscheinung geben; die Reaktion der Pflanze auf diesen Reizanlaß äußert sich in der Wachstumsgeschwindigkeit. Ein ganz anderer Reizanlaß wird durch einseitig einfallendes Licht gegeben; auf dieses reagiert die Pflanze unter anderem vielfach mit phototropischen Krümmungen. Im Gegensatz zu diesen örtlichen stehen dann die zeitlichen Differenzen in der Lichtintensität, die zu den nyktinastischen Bewegungen führen. Der Reizvorgang bei

Phototropismus, Nyktinastie und Etiolement differiert nun aber zweifellos nicht nur etwa darin, daß ein- und dasselbe Aufnahmeorgan mit verschiedenen Reaktionen verknüpft ist. Vielmehr müssen schon am Anfang des Reizvorganges, in den ersten Reaktionen Differenzen auftreten.

Einfache Mechanismen, wie unser elektrisches Läutewerk, können uns aber noch dazu dienen, manche Vorkommnisse bei Reizerscheinungen verständlich zu machen, so z. B. die Beziehungen zwischen Reizkraftgröße und Reaktionsgröße, sowie die Aenderungen in der Reaktionsweise, die sog. „Umstimmungen“. Bleiben wir beim gewöhnlichen Taster, so zeigt uns dieser, daß eine gewisse Größe der auslösenden Kraft nötig ist, damit ein Reizerfolg eintreten kann. Jeder Druck, der die Feder nicht so weit hinabdrückt, daß sie Kontakt erhält, erreicht den „Schwellenwert“ des Reizes nicht und erzielt also auch bei beliebiger Dauer keine Reaktion. Jeder Druck, der zum Kontakt führt, löst aber auch gleich die Reizreaktion in ihrer ganzen Größe aus. Analoge Verhältnisse haben wir bei Mimosa angetroffen („Alles- oder Nichts“-Typus). Bei anderen Reizerscheinungen, z. B. beim Geotropismus (S. 272 u. 291), sahen wir aber Veränderung der Reaktion, wenn die Intensität der auslösenden Kraft zu- oder abnahm. Es würde keine Schwierigkeit machen, einen Taster so zu bauen, daß mit Zunahme des auf ihn ausgeübten Druckes immer mehr Elemente ihren Strom in die Leitung ergössen, und dementsprechend die Leistung des Apparates in einem beliebigen Verhältnis zur Größe der auslösenden Kraft zunähme. Die erst positive, dann mit Zunahme der Lichtintensität später negative Reaktion einer phototropischen Pflanze ließe sich ebenfalls durch ein elektrisches Modell darstellen, in welchem etwa ein Stab bei fortdauernd gesteigertem Druck auf einen Taster erst nach der einen, dann nach der anderen Seite sich böge. Solche Konstruktionen können jedenfalls klar machen, daß die bei allen Reizerscheinungen eintretenden Regulationen, die ja in der Regel zweckmäßig erscheinen, nichts für die organische Natur Charakteristisches sind; sie finden ja auch an unseren Maschinen ausgiebige Verwendung.

Diese Ausführungen zeigen, daß der Vergleich des Organismus mit Maschinen uns viele Erscheinungen des Lebens, wenigstens im Prinzip, klarlegen kann, daß wir dabei freilich immer im Auge behalten müssen, daß in der Pflanze nicht mechanische, sondern chemische Vorgänge überwiegen.

Gegen die Pfeffersche Auffassung der Reize als auslösende Agentien hat nun in den letzten Jahren eine immer stärker werdende Bewegung eingesetzt. Wenn man von den Forschern absieht, die das Kind mit dem Bad auszuschütten geneigt sind, und die in oft recht groben Analogien zwischen Organismus und Anorganismen ihre Befriedigung finden, so kann man nur sagen, daß die Allgemeingültigkeit der Pfefferschen Auffassung in Frage gestellt wird unter der Betonung der Tatsache, daß sie für einzelne Fälle zweifellos zutrifft. Im Vordergrund wird da die Seismonastie und der Geotropismus stehen, allgemeiner vielleicht alle mechanische Reizung, die schließlich zu einer Bewegung führt. Hier dürfte überall klar sein, daß der mechanische Reiz nicht die Energie liefert für die auftretende Bewegungsreaktion, sondern daß er ledig-

lich Energien der Pflanze auslöst. Diese mühevoll genug erlangte Erkenntnis sollte man auch festhalten.

Soweit wir sehen, liegen nun die Bedenken, die gegen die Pfeffersche Auffassung vorgebracht wurden, auf zwei ganz verschiedenen Gebieten, das eine auf dem Gebiet der Tropismen, das andere auf dem des Formwechsels.

Als Blaauw und Fröschel das Reizmengengesetz beim Phototropismus erkannt hatten und als es dann auch beim Geotropismus sichergestellt worden war und bei manchen anderen Reizerscheinungen ebenfalls seine Gültigkeit erwiesen war, glaubte man einen Beweis in der Hand zu haben, daß in allen diesen Fällen der Reizfaktor nicht auslösend wirke, sondern daß es auf seinen Energiegehalt ankomme. Man vergaß dabei, daß eine Disproportionalität zwischen auslösender Kraft und ausgelösten Effekten zwar bestehen kann, aber doch nicht bestehen muß. Es kann nicht der leiseste Zweifel darüber sein, daß man Automaten konstruieren oder ausdenken kann, bei denen die Leistung direkt proportional der auslösenden Kraft zunimmt. Auch hat bei der Pflanze das Reizmengengesetz ja seine Grenzen; beim Geotropismus wie beim Phototropismus ist die Proportionalität von auslösender Kraft und ausgelöster Bewegung auf die Schwellenwerte beschränkt und bei längerer Einwirkung treten andere Gesetzmäßigkeiten auf. In der Verkennung der Bedeutung des Reizmengengesetzes ist ein Autor[4]) so weit gegangen, daß er den Reiz definiert als „die Ergänzung eines Energiedefizits". Und dabei gibt es doch Reize, die gerade in Entziehung von Energie bestehen: z. B. wenn eine Pflanze abgekühlt wird. Abkühlung aber wirkt genau so wie die Erwärmung z. B. bei den thermostatischen Blüten und Ranken auf eine Krümmung hin.

Kurz, es will uns scheinen, als ob auf diesem Gebiete ernste Bedenken gegen Pfeffers Anschauung nicht lägen.

Es ist aber zu betonen, daß Pfeffer seine Auffassung völlig apodiktisch hingestellt und einen Beweis für sie gar nicht versucht hat, wohl weil er ihn nicht für nötig oder möglich hielt. Er wies namentlich auf die ältere tierphysiologische Literatur (Joh. Müller, Lotze, Dubois Reymond) hin, um zu zeigen, daß hier der Auslösungsgedanke allgemein üblich sei. Heute[5]), wo in der Tierphysiologie, wie es scheint, zwar keinerlei Einheitlichkeit in der Definition des Reizes existiert, aber doch wohl allgemein gerade von Auslösung nicht gesprochen wird, wäre es gewiß nützlich, für jede einzelne Reizerscheinung einmal systematisch zu prüfen, inwieweit sie mit der Pfefferschen Auffassung harmoniert. Es ist zu vermuten, daß das Ergebnis einer solchen Betrachtung sein würde, daß in gewissen Fällen die Auslösung als das Nächstliegende oder einzig in Betracht kommende erschiene, in anderen Fällen aber wird sie nur als möglich oder vielleicht sogar als wenig wahrscheinlich erscheinen.

Sehr viel wichtiger sind jedenfalls die Einwände, die Klebs gegen die Auslösungstheorie auf dem Gebiete des Formwechsels gemacht hat. Auch hier gibt es ja Fälle, wo der Außenfaktor kaum

---

4) v. d. Wolk 1912 Publ. sur la physiol. végétale **1** 3.
5) Man vgl. Mangold 1923 Ergebnisse d. Physiologie **21** (I) 361.

anders als auslösend wirken kann. So z. B. wenn durch mechanischen Reiz, Kontakt etwa, ein Haftballen an einer Ampelopsisranke, oder ein Appressorium oder Haustorium an einem Pilz entsteht. Auch in anderen zahlreichen Fällen läßt sich ein einzelner Faktor als Ursache für eine bestimmte Gestaltung finden, und das war die Veranlassung für Sachs und Herbst, von „Photo-, Chemo-, Thigmo- . . . morphosen" zu sprechen. Vielfach wird dabei der betreffende Reiz auslösend wirken. Klebs hat aber hervorgehoben, daß ein und dieselbe Gestaltung der Erfolg ganz verschiedener Einwirkungen sein kann und vor allem, daß sehr häufig für Aenderungen im Entwicklungsgang nicht irgendein neuer Faktor verantwortlich ist, sondern lediglich quantitative Aenderungen der bisher schon einwirkenden allgemeinen Lebensbedingungen. Insbesondere trifft das für das Auftreten der Fortpflanzung nach bisher vegetativem Wachstum zu. Es kann so weit gehen, daß die Quantität eines Faktors, wie z. B. des Lichtes, maßgebend wird für die Gestaltung, was ja Klebs in so besonders eingehender Weise für die Farnprothallien gezeigt hat. Es ist nun unbedingt zuzugeben, daß es außerordentlich schwer fällt, anzunehmen, daß es sich bei solchen quantitativen Aenderungen wirklich immer ausschließlich oder auch nur in erster Linie um Auslösungen handeln sollte. Und so scheint uns, als habe auf diesem Gebiete der Pfeffersche Reizbegriff den schwersten Stoß erlitten.

Was ist nun zu tun? Selbstverständlich kann etwas Definitives in diesen Fragen erst dann unternommen werden, wenn wir etwas mehr Einsicht in die Wirkung der „Reize" haben. Einstweilen sind es ja fast überall nur Vermutungen oder noch weniger, was vorliegt. Aber schon jetzt läßt sich prinzipiell sagen, daß zwei Möglichkeiten vorliegen. Entweder man wird im Anschluß an Pfeffer die Frage in den Vordergrund stellen, ob ein Außenfaktor energetisch oder auslösend wirkt (wobei zu berücksichtigen wäre, daß auch noch eine dritte Möglichkeit vorliegt, wie z. B. bei Katalysatoren, die nur die Geschwindigkeit ändern), und dann nur wirkliche Auslösungen als Reize betrachten — oder man wird etwa zu der Definition von Sachs zurückkehren, die Energiefrage ganz unerörtert lassen und einfach die „eigentümliche" Art der Organismen, auf Außeneinflüsse zu reagieren, Reizbarkeit nennen. Man wird vielleicht noch betonen, daß dabei häufig Auslösungen uns entgegentreten, daß in anderen Fällen aber eine noch völlig unübersehbare Komplikation der Wirkung vorliegt, die nie so einfach ist wie bei Anorganismen und ganz gewöhnlich in zahllosen aufeinander folgenden Einzelreaktionen besteht, so daß ein erkennbarer Zusammenhang zwischen dem Reiz und der Endreaktion nicht besteht. Tatsächlich scheint uns diese zweite Möglichkeit zurzeit allein gangbar zu sein.

Nur kurz erwähnt sei, daß auch zahlreiche Tierphysiologen in neuerer Zeit sich mit dem Reizbegriff abgegeben haben. Wir führen hier nur die von Mangold[5]) gegebene Definition an: „Reiz ist jede äußere Veränderung, die auf die lebende Substanz so zu wirken vermag, daß diese mit einer Veränderung im Ablauf ihrer Lebensvorgänge reagiert." Diese Definition hat den Nachteil, so allgemein zu sein, daß sie wohl neben den Reizen gar keine andere Wirkungen äußerer Faktoren beim Organismus kennt.

II. Die formalen Bedingungen.

Wie bei jedem Mechanismus, so müssen auch im Organismus eine Anzahl von Bedingungen erfüllt sein, wenn er funktionieren soll. Neben inneren wirken auch eine Anzahl von äußeren Faktoren als solche formale Bedingungen[6]); ihre Bedeutung ist zum Teil ganz selbstverständlich, zum Teil aber auch noch ganz unaufgeklärt. Die Notwendigkeit des Wassers und gewisser Baustoffe leuchtet ja ohne weiteres ein; auch die Bedeutung des Sauerstoffes ist leicht zu verstehen: er unterhält die Atmung, und an diese ist im allgemeinen die Ausführung von Bewegungen geknüpft. Neben solchen stofflichen Einflüssen ist dann die Wärme und das Licht zu nennen; ein bestimmtes Ausmaß der Wärme, eine bestimmte Temperatur, ist eine der allgemeinsten formalen Bedingungen pflanzlicher Existenz, während bestimmte Lichtintensitäten nur für einzelne, durchaus nicht für alle Reizvorgänge erforderlich sind. Zu den formalen Bedingungen gehört schließlich auch noch das Fehlen schädlicher Einwirkungen der Außenwelt, die Abwesenheit der Gifte und Narkotika, die je nach Konzentration nur eine Verlangsamung der Reizbewegung oder deren gänzliche Aufhebung oder endlich sogar den Tod des Organismus herbeiführen. Wenn bei Mimosa durch Aether die Stoßreizbarkeit früher sistiert wird als andere Lebenserscheinungen, so wird das dem Laien einen besonderen Eindruck machen und ihn daran erinnern, daß Narkotika auch beim Tiere nicht alle Funktionen gleichzeitig hemmen. Und da die Leistungen der Großhirnrinde zuerst leiden, so wird das leicht Veranlassung geben, die Aehnlichkeit pflanzlicher und tierischer Reizbewegungen, auf die noch hinzuweisen sein wird (S. 465), für besonders tiefgehend zu halten. Ein sicherer Schluß läßt sich aber aus der erwähnten Tatsache in dieser Hinsicht nicht ziehen.

Jede ungenügende Erfüllung der formalen Bedingungen führt übrigens zunächst zu „Starre"zuständen; man spricht von Kälte- und Wärmestarre, von Trockenstarre etc. etc.; jeder Starrezustand geht bei längerer Dauer in ein Absterben über.

Alle diese Tatsachen sind uns nicht neu. Wir haben sie nur wiederholt, um einige allgemeine Bemerkungen an sie anzuknüpfen. Wir fragen zunächst nach der Bedeutung der Intensität dieser Faktoren. In dieser Hinsicht liegt uns ein reiches Material vor, denn wir haben bei fast allen Lebenserscheinungen festgestellt, daß die Wirkung der formalen Bedingungen in höchst auffallender Weise von ihrer Intensität abhängt, indem gewöhnlich eine eingipflige Abhängigkeitskurve mit den bekannten drei Kardinalpunkten, dem Minimum, Optimum und Maximum, existiert. Vielfach ist die Meinung verbreitet, diese Form der Abhängigkeit sei auf Organismen beschränkt. Das ist indes durchaus nicht der Fall. Es sei zunächst daran erinnert, daß es auch auf anorganischen Gebieten Vorgänge gibt, die sich mit ausgesprochenem Minimum, Optimum und Maximum vollziehen [Errera[7])]. So hat die Wasserlöslichkeit des

---

6) Pfeffer Physiologie II 76.
7) Errera 1896 L'optimum. Rev. Univ. Bruxelles 1.

Na_2SO_4 ihr Minimum bei 0°, ihr Maximum bei 100° und ihr Optimum bei 33°. Viel mehr an den Organismus erinnert das Betol[8]; es schmilzt bei 96° und bleibt bei Abkühlung so lange flüssig, als seine Temperatur über +25° und unter —5° erhalten wird; auch wirken die Temperaturen oberhalb des Minimums (—5°) und unterhalb des Maximum (+25°) durchaus nicht alle gleich, sondern es tritt bei 10° ein ausgesprochenes Optimum auf, insofern als da in der Zeiteinheit viel mehr Kristalle entstehen, als bei anderen Temperaturen. — Es ist freilich fraglich, ob derartige Vorkommnisse mehr als eine äußere Aehnlichkeit mit der Abhängigkeit des Organismus von der Außenwelt besitzen. Uns erscheint es wahrscheinlicher, daß die Optimumkurven, die so häufig als Ausdruck der Abhängigkeit von äußeren Faktoren gefunden werden, etwa in der Weise zustande kommen, wie BLACKMAN die Assimilationskurve gedeutet hat. Demnach geht die Optimumkurve als Resultante aus zwei Kurven hervor, deren eine die Schädigung, deren andere die Stimulierung des Organismus durch den gleichen Faktor ausdrückt.

Wenn demnach schon bei einem einzelnen Vorgang, wie bei der Assimilation, die Temperatur eine doppelte Rolle spielt, so erscheint es begreiflich, daß die Kurven für die anderen Prozesse, die von der Temperatur abhängen, ganz verschieden von der für die Assimilation geltenden ausfallen. In der Tat erhielten wir eine andere Abhängigkeitskurve für die Assimilation als für die Atmung oder für das Wachstum. Wir werden nicht daran zweifeln, daß für andere formale Bedingungen das gleiche gilt. Noch viel größer sind natürlich die Unterschiede für differente Organismen. Wenn wir uns da auf die Betrachtung der Abhängigkeit der Reizbewegungen vom Sauerstoff beschränken, so können wir uns nicht wundern, wenn etwa typische Anaërobionten gar keinen Sauerstoff brauchen, oder sogar bei seiner G e g e n w a r t in eine Starre verfallen, während Aërobionten im allgemeinen bei seiner A b w e s e n h e i t starr werden. In hohem Grade auffallend ist es aber, daß auch die echten Aërobionten bezüglich der Lage des Sauerstoffminimums so große Differenzen an den Tag legen, wie das CORRENS[9]) konstatiert hat, der für die haptotropische Bewegung bei Passiflora mindestens 6 Proz. der normalen Menge von Sauerstoff in der Luft nötig fand, indes die Stoßreizbewegungen der Mimose und die Bewegungen des Drosera-Tentakels ohne Sauerstoff sich vollziehen konnten. Aber auch die verschiedenen Partialvorgänge einer einzelnen Reizbewegung haben anscheinend wieder ein ungleiches Abhängigkeitsverhältnis von äußeren formalen Bedingungen, was freilich durch eingehende Untersuchungen sichergestellt werden muß; denn zurzeit sind die diesbezüglichen Angaben einander noch völlig widersprechend.

Zum Schluß werfen wir die Frage auf: wie wirken eigentlich die formalen Bedingungen? Wirken sie vermöge der ihnen innewohnenden Energie oder wirken sie auslösend? In weitaus den meisten Fällen können wir eine exakte Antwort auf diese Frage nicht geben: sicher ist aber, daß z. B. gewisse unentbehrliche Stoffe, weil sie die

---

8) Vgl. TAMMAN 1898 zit. nach ERRERA 1900 Génération spontan. (Revue Univ. Bruxelles 5.)
9) CORRENS 1892 Flora **75** 87.

Betriebsenergie oder das Baumaterial liefern, energetisch wirken, während die Temperatur und überhaupt die Mehrzahl der formalen Bedingungen zweifellos nur als auslösende oder katalytische Faktoren in Betracht kommen. Unter diesen Umständen frägt es sich, wie wir die formalen Bedingungen von den „speziellen Reizen" unterscheiden können. In manchen Fällen läßt sich ein solcher Unterschied tatsächlich durchführen, nämlich dann, wenn die formale Bedingung als genereller Reiz für zahlreiche oder alle Lebensvorgänge in Betracht kommt, wie z. B. die Temperatur, und wenn der schlechtweg als „Reiz" bezeichnete Faktor als Ursache einer einzigen Veränderung, eben der Reizbewegung, erwiesen werden kann. Anderwärts ist aber eine solche Unterscheidung gar nicht möglich, und es kann namentlich bei gleichzeitiger Einwirkung vieler Faktoren durchaus zweifelhaft sein, welche von ihnen man als formale Bedingungen, welche man als spezifische Reize zu betrachten hat. Ja es kann ein und dieselbe Einwirkung, je nach der Betrachtungsweise, einmal als Reiz, einmal als formale Bedingung erscheinen. Die Einteilung der Ursachen des Geschehens ist uns ein logisches Bedürfnis. Ob sie aber sachlich gerechtfertigt ist, erscheint fraglich. Richtiger ist wohl die Auffassung, daß alle Ursachen des Geschehens gleich notwendig sind.

III. Die Blaauwsche Theorie.

Es ist bei Gelegenheit des Phototropismus von der Blaauwschen Theorie gesprochen worden, die nicht nur diesen, sondern alle Tropismen auf eine neue Basis stellen will. Kurz gesagt ist ihr Ziel zu zeigen, daß tropistische Krümmungen weiter nichts sind, als einseitige Wachstumsreaktionen. Blaauw[10]) selbst hat bei seinen Ausführungen über die Reizerscheinungen sich so gut wie ausschließlich auf den Phototropismus gestützt. Es wurde aber schon betont, daß man diese Theorie nicht aus ihren Erfolgen beim Phototropismus allein beurteilen darf, sondern im Rahmen aller Reizkrümmungen, ja vielleicht besser aller Reizerscheinungen zu würdigen hat.

Von diesem Gesichtspunkt aus wird jetzt, nachdem Tropismen und Nastieen an uns vorübergezogen sind, nochmals auf diese Theorie einzugehen sein. Es ist schon gesagt, daß sie nirgends wirklich bewiesen ist, am besten für einzellige Organismen wie Phycomyces paßt, aber schon bei Avena z. B. zu mancherlei Schwierigkeiten führt. Weiter wurde gezeigt, daß für viele andere Tropismen das vorhandene Beobachtungsmaterial nicht ausreicht, um eine Entscheidung für oder wider diese Theorie zu fällen. Beim Geotropismus stößt sie erst recht auf Schwierigkeiten und völlig scheint sie uns beim Thigmotropismus zu versagen, wo die charakteristische Wachstumsbeschleunigung nur dann eintritt, wenn die Berührung einseitig eintritt, bei zweiseitigem Kontakt aber völlig ausbleibt. Hier ist es also gar nicht möglich, zu sagen, daß jede Seite oder schließlich jede Zelle für sich reagiere, daß es keinen „Tropismus" gäbe, daß nur eine bei allseitiger Reizung allseitig erfolgende Reaktion bei einseitiger Reizung einseitig sich einstelle. Nein, hier

10) Blaauw 1914 Zeitschr. f. Bot. **6** 641; 1915 ebenda **7** 465 und Arch. Mus. Teyler (Ser. 3) **3**.

ist eine doppelte Wirkung des einseitigen Reizes da: erstens es tritt eine enorme Wachstumsbeschleunigung im ganzen Querschnitt des Organs ein; zweitens diese ist maximal der Reizstelle gegenüber, während an dieser selbst sogar eine Hemmung des Wachstums erfolgt. Es ist aber unmöglich, diese Wachstumshemmung als den primären Reizerfolg zu betrachten und die Beschleunigung etwa als eine Korrelation aufzufassen. Hier haben wir also einen ausgesprochenen polaren Reizzustand durch das ganze Organ hindurch, genau so wie ihn Fitting auch beim Phototropismus angenommen und als spezifisch tropistischen Zustand bezeichnet hat. Es sei nochmals an den Geotropismus erinnert, wo zweifellos die Schwerkraft in der Oberseite eines horizontal gelegten orthotropen Organs genau so wirkt wie in der Unterseite, und wo doch dann das Wachstum dieser zwei Seiten diametral verschieden ausfällt. Hier kommt man ohne die Annahme polarer Differenzen nicht aus.

Gewiß ist die Blaauwsche Theorie sehr einfach — aber deshalb braucht sie nicht richtig zu sein. Immer wieder wird man darauf hinweisen müssen, daß diese Theorie noch mehr Erfahrungsmaterial gebrauchen kann und daß ganz besonders wichtig eine gründliche Prüfung der Keimlinge der Paniceen nötig scheint, deren Hypokotyl nach Fitting zwar lichtempfindlich, aber nicht phototropisch empfindlich ist. Was über sie bisher vorliegt[11]), genügt noch nicht.

Die Blaauwsche Theorie wird auch bei den Tropismen nicht Halt machen wollen, sie wird auch die Nastieen in den Bereich ihres Zauberwortes zu bannen suchen, wenn das auch heute noch nicht geschehen ist. Nur auf den ersten Blick wird man glauben können, daß hier die Verhältnisse besonders einfach, viel einfacher als bei den Tropismen lägen. Es sind ja dorsiventrale Organe, die also auf Rücken- und Bauchseite auf die gleiche äußere Einwirkung ungleich reagieren. Sehen wir uns aber die Reaktionen an, so zeigt sich, daß besonders häufig zwei Typen uns entgegentreten: 1) eine Abnahme des Turgordruckes, 2) eine sehr starke Zunahme der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit. Von diesen Reaktionen fehlt die Turgorabnahme den radiären Organen vollkommen, die Zunahme der mittleren Wachstumsgeschwindigkeit ist nicht häufig bei diesen. Somit kann man nicht sagen: nastische Reaktion ist weiter nichts als durch Dorsiventralität bedingte ungleiche Empfindlichkeit[12]).

Im nächsten Kapitel werden uns die lokomotorischen Bewegungen beschäftigen. Auch sie erfolgen vielfach auf die gleichen Reize hin wie die nastischen und tropistischen Krümmungen. Irgendeine Uebertragung der Blaauwschen Theorie auf sie scheint ganz ausgeschlossen. So mag also diese Theorie gewiß ihre Vorzüge haben — sie hat auch ihre Nachteile, sie würde die Beziehungen, die wir zwischen Phototropismus und Phototaxis erblicken, zerreißen. Doch solche Erwägungen treten schließlich in den Hintergrund. Es muß

---

11) Renner 1922 Zeitschr. f. Bot. **14** 451.

12) Dies schließt nicht aus, daß in einzelnen Fällen die Beziehungen zwischen Tropismus und Nastie einfacher Natur sein können. So kann sich manchmal auch die von Goebel entwickelte Anschauung empfehlen, wonach die einseitige Einwirkung eines richtenden Reizes auf ein orthotropes Organ dieses zunächst dorsiventral macht und so zur Krümmung führt. Der Unterschied zwischen Tropismus und Nastie ist dann nur der, daß die tropistischen Organe labil die nastischen stabil dorsiventral wären.

aber verlangt werden, daß die Blaauwsche Theorie sich selbst weitere Stützen baut. Wir haben sie so in den Vordergrund gestellt, weil sie zurzeit großes aktuelles Interesse hat; wir betonen zum Schluß nochmals: bewiesen ist sie nicht.

IV. Endonome Bewegungen.

Wenn wir uns die formalen Bedingungen alle etwa in optimaler Intensität gegeben denken und dafür sorgen, daß sie für längere Zeit konstant erhalten bleiben, und daß andere Einwirkungen von außen her ganz vermieden sind, dann können die bisher studierten Reizbewegungen nicht eintreten. Es wäre aber ein großer Irrtum, zu glauben, daß die Pflanze unter diesen Umständen bewegungslos wäre. Zunächst ist ja einleuchtend, daß die Bedingungen, die wir hergestellt haben, auch für das Wachstum günstig sind, und mit jedem Wachstum ist notwendig Bewegung gegeben. Wenn nun auch viele Pflanzenorgane unter gleichförmigen Außenbedingungen ein mehr oder minder geradliniges Wachstum zeigen, so führen doch andere Organe auch ohne spezielle äußere Reize Wachstumskrümmungen aus, die den bisher studierten „Reizkrümmungen" sehr ähnlich sehen. Aber auch die Variationskrümmungen stehen beim Fehlen der speziellen Krümmungsreize nicht allgemein still. Wachstums- und Variationsbewegungen, die nicht auf bestimmte äußere Reizursachen zurückgeführt werden können, die aber ganz in der gleichen Weise wie die Reizbewegungen von den formalen Bedingungen abhängig sind, nennt man endonome oder spontane Bewegungen. Jede Bewegung muß aber natürlich ihre Ursache haben, und der Ausdruck „spontan" ist durchaus nicht etwa mit „ursachelos" synonym. Wenn nun äußere Ursachen für diese Bewegungen bestimmt nicht existieren, so müssen wir eben innere annehmen. Ueberlegen wir uns, worin die inneren Ursachen etwa bestehen könnten, so wird es uns im höchsten Grade wahrscheinlich dünken, daß es sich da um Veränderungen handeln dürfte, die ebenfalls als Reize, als innere und unbekannte Reize zu betrachten sind. Wenn man den spontanen Bewegungen die bisher studierten als induzierte, d. h. von „Reizen induzierte" gegenüberstellt, so trifft also wahrscheinlich diese Bezeichnung den Kern der Sache durchaus nicht. Wir können es nicht beweisen, aber es ist uns doch sehr wahrscheinlich, daß die autonomen Bewegungen ebenfalls induzierte, aber durch innere Reize induzierte Erscheinungen sind. — Unsere Aufgabe wird es nun sein, diese autonomen Bewegungen kennen zu lernen. Wie bemerkt, kann man bei ihnen je nach den Mitteln der Ausführung Variations- und Nutationsbewegungen unterscheiden.

Bei Besprechung der nyktinastischen Gelenkbewegungen haben wir gesehen, daß periodische Schwingungen auch bei konstanter Temperatur im dunkeln Raum auftreten können, so z. B. bei Phaseolus. Wir wissen aber nicht, ob alle solche Schwingungen endonom sind, oder ob nicht manche von ihnen bloß dann auftreten, wenn die Pflanze zuvor periodisch wechselnden Außenfaktoren ausgesetzt war. Solche Nachwirkungen der Tagesperiode würden wir dann jedenfalls von den echten endonomen Bewegungen zu trennen haben. Sicher keine Nachschwingungen liegen vor, wenn die Periodizität der in

konstanten Verhältnissen lebenden Pflanze zeitlich ganz andere Maße hat als die Tagesperiode. Wenn wir etwa Kleepflanzen im Dunkeln untersuchen, so sehen wir da sehr lebhafte Hin- und Herschwingungen der Blättchen, allein irgendwelche Beziehungen zur Tagesperiode sind nicht zu entdecken[13]).

Hier haben wir also echte endonome Bewegungen vor uns, und zwar endonome periodische Bewegungen. Sie fehlen am Licht durchaus nicht, nur werden sie da vielfach durch die mit größerem Ausschlag operierenden paratonischen (nyktinastischen) Bewegungen verdeckt. Eine Pflanze, an der solche periodische endonome Bewegungen auch am Licht jederzeit mit großer Deutlichkeit wahrgenommen werden können, ist die Oxalidee Averrhoa bilimbi. Auch bei konstanter Temperatur und Beleuchtung machen ihre Fiederblättchen fortwährend hin und her gehende Schwingungen[14]), indem sie sich plötzlich senken und langsam wieder heben. Sehr auffallende endonome Bewegungen macht auch Oxalis hedysaroides[15]). — Die Untersuchungen Pfeffers[13]) haben gezeigt, daß während der Bewegungen nyktinastischer Blätter im Dunkeln, mögen sie nun Nachschwingungen oder echte endonome Erscheinungen sein, die Biegungsfähigkeit der Gelenke unverändert bleibt. Man muß also annehmen, daß auf der Konkavseite des Gelenkes die Expansionskraft der Zellen um ebensoviel abnimmt, wie sie auf der Konvexseite sich vermehrt.

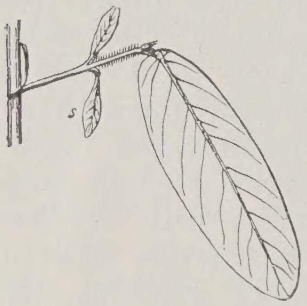


Fig. 140. Blatt von Desmodium gyrans. Verkl. Nach Pfeffer a. Detmers Praktikum.

Averrhoa und die Mehrzahl der nyktinastischen Blätter machen bei ihren autonomen Bewegungen einfache Pendelschwingungen; komplizierter verhält sich das berühmte Desmodium gyrans[15]). Die Blätter dieser Pflanze (Fig. 140) sind dreiteilig; das Endblättchen ist groß und macht ausgesprochene nyktinastische neben weniger deutlichen autonomen Bewegungen; die zwei kleineren Seitenblättchen (s. Fig. 140) entbehren zwar der nyktinastischen Bewegung, machen aber endonome Bewegungen, die bei einer gewissen Temperatur so rasch werden, daß sie sich bequem mit bloßem Auge verfolgen lassen. Bei 30—35° C kann ein Hin- und Hergang schon in einer halben Minute vollendet sein. Oberhalb und unterhalb von diesem Temperaturoptimum geht die Geschwindigkeit der Bewegung zurück, und bei 16 bzw. 42° C tritt Starre ein[16]). Während nun bei niederer Temperatur die Expansionsänderung in den Gelenken abwechselnd auf zwei antagonistischen Seiten eintritt, schreitet sie bei höherer Temperatur im Kreise herum und ergreift eine Längslinie nach der anderen. Bei allmählich steigender Temperatur macht daher die Blattspitze zunächst eine hin und her pendelnde Bewegung durch, dann beschreibt sie Ellipsen, deren lange Achse dem Hauptblattstiel parallel verläuft, endlich wird ihr Weg kreisförmig[16]). Die Bewegung ist indes keine gleichförmige, sondern sie erfolgt häufig stoßweise.

---

13) Pfeffer 1875 Periodische Bewegungen. Leipzig.

14) Darwin 1881 Das Bewegungsvermögen der Pflanzen (Carus). Stuttgart.

15) Molisch 1904 Ber. Bot. Ges. **22** 372

16) Hosseus 1903 Beeinfl. d. autonom. Variationsbewegungen d. e. äuß. Faktoren. Diss. Leipzig.

Besonders große Stöße entstehen dann, wenn die erstrebte Bewegung durch äußere Widerstände eine Zeitlang gehemmt war und so zu Spannungen führt. Nach STAHL[17]) sollen gerade solche Spannungen, die durch Hemmung am Endblatt entstehen, wenn sie sich ausgleichen, eine Erschütterung und damit eine Transpirationssteigerung dieses Endblattes herbeiführen. Ob den anderen autonomen Variationsbewegungen ebenfalls eine biologische Bedeutung zukommt, mag dahingestellt sein.

Auch in den Blüten einiger Orchideen und Stylidiaceen kommen auffallende autonome Bewegungen vor, die offenbar Variationsbewegungen sind. Bei Stylidium adnatum[18]) ist es die Griffelsäule, die oszilliert, und die sich gelegentlich an ein bestimmtes Perigonblatt so fest anlegt, daß Spannungen entstehen, die schließlich zu einem Losreißen der Griffelsäule von diesem Blatt führen; die dabei eintretende, plötzliche Rückwärtsbewegung der Säule täuscht eine Reizbewegung vor. Unter den Orchideen finden sich oszillierende Bewegungen bei Megaclinium falcatum[19]); sie werden hier durch einen schmalen Basalteil des Labellums ausgeführt, und über ihre Mechanik ist nichts bekannt. Möglich, daß es sich um Wachstumsbewegungen handelt, jedenfalls werden endonome periodische Bewegungen viel häufiger durch Wachstum vermittelt als durch Turgorschwankung.

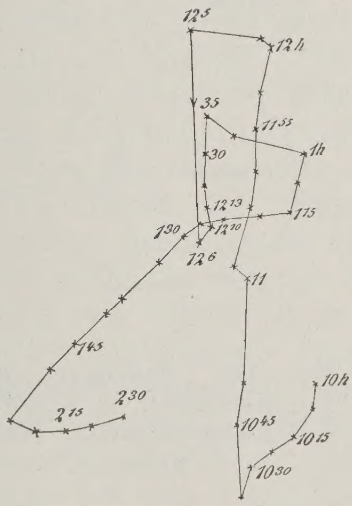


Fig. 141. Projektionskurve von Phycomyces nitens nach FRITZSCHE[26]). Vergr. 200.

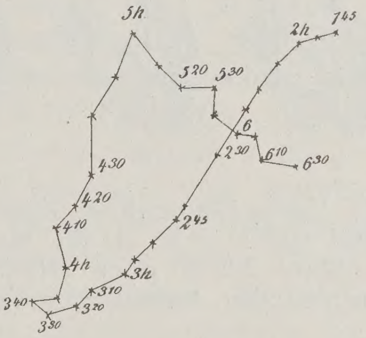


Fig. 142. Projektionskurve von Zea Mays nach FRITZSCHE[26]). Vergr. 10.

Der ganze Verlauf des Wachstums bei konstanten äußeren Bedingungen, also die sog. große Periode (S. 23), kann mit vollem Recht als eine endonome Bewegung bezeichnet werden. Dabei pflegt die Wurzel oder Stengelspitze keine genau geradlinige Bahn einzuschlagen [Zirkumnutation[14])]. Selbst wo das bei oberflächlicher Untersuchung der Fall zu sein scheint, da weist das Mikroskop Ungleichheiten im Längenwachstum verschiedener Längslinien nach, die bald gesetzmäßig, bald ohne erkennbare Regel auftreten[20]). In Fig. 141 ist die Bewegung eines Phycomycesköpfchens dargestellt, das mit dem Mikroskop von oben her beobachtet wurde. Während bei geradlinigem Längenwachstum das Köpfchen immer an derselben Stelle

17) STAHL 1897 Bot. Ztg. **55** 71.
18) GAD 1880 Bot. Ztg. **38** 216. HOSSEUS 1903 zit. in 22.
19) MORREN 1842 Mém. Acad. Bruxelles **15**.
20) FRITZSCHE 1899 Beeinfl. der Zirkumnutation durch versch. Einfl. Diss. Leipzig.

des Gesichtsfeldes bleiben müßte, sieht man es in Wirklichkeit bei jeder Ablesung, also jeweils nach $7^1/_2$ Minuten, schon recht beträchtlich verschoben. Aehnliche Kurven erhält man bei entsprechenden Beobachtungen an Keimpflanzen (Fig. 142, Zea). Komplizierter und noch unregelmäßiger werden die Nutationen, wenn mehrere Wachstumszonen zugleich tätig sind, wie das bei vielen höheren Pflanzen zutrifft. Sehr auffallend sind z. B. die Krümmungen an Yucca-Infloreszenzen, die oft während der Entfaltung geradezu pathologisch aussehen, aber schließlich doch ganz normal geradegestreckt sind. Die Fig. 143 gibt ein Bild dieser Veränderungen. Auch an den Zellfäden der Zygnemaceen können durch ungleiches Wachstum Krümmungen zustande kommen, die sich fortwährend ändern, und die den Fäden eine gewisse Ortsveränderung gestatten; die Fig. 144 stellt einen Faden von Spirogyra in kurz aufeinanderfolgenden Momenten dar[21]).

Fig. 143. Yucca filamentosa. Zwei Blütenstengel. *I* 27. Mai 1900; 12 h. *II* 28. Mai; 9 h 30 a. m. *III* 28. Mai; 2 h 30 p. m. Nach einer photographischen Aufnahme. Verkleinert.

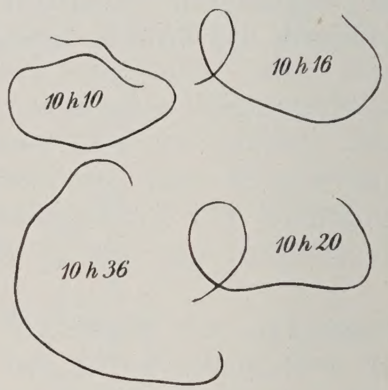


Fig. 144. Spirogyra princeps. Ein Zellfaden, in kurzen Intervallen aufgenommen. Nach Hofmeister[22]).

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, alle die Einzelfälle von endonomen Nutationen, die in der Literatur beschrieben sind, hier aufzuzählen, wir beschränken uns im folgenden auf die Anführung einiger Beispiele von besonders regelmäßigen Nutationen.

Am bekanntesten ist die rotierende Nutation[23]), bei der das schief oder horizontal stehende Ende der Pflanze in Kreisen oder Ellipsen herumgeführt wird. Diese Bewegung entspricht vollkommen der von Desmodium, aber sie kommt dadurch zustande, daß eine bestimmte Flanke stärker wächst als die anderen, und daß dieses stärkere Wachstum in regelmäßiger Sukzession immer neue Seitenlinien ergreift. Solche regelmäßige Nutationen haben wir schon bei Behandlung der Schlingpflanzen kennen gelernt. Auch die Ranken zeigen sie sehr ausgesprochen. In beiden Fällen wird neuerdings (Gradmann) stark betont, daß die Bewegungen nicht streng endonom

21) Vgl. auch E. Winkler 1902 Krümmungsbewegungen von Spirogyra. Diss. Leipzig.

22) Hofmeister 1874 Württemb. naturw. Jahresh.

23) Noll 1885 Bot. Ztg. **43** 664. Wortmann 1887 Bot. Ztg. **45** 49. Gradmann 1921 Jahrb. wiss. Bot. **60** 447.

seien, sondern zum Teil auch tropistischer Natur, insofern als Geotropismus und namentlich der Autotropismus eine große Rolle bei ihnen spielen soll. Wie weit das auch bei anderen Nutationen zutrifft, muß noch untersucht werden. Rotierende Nutation findet sich auch bei vielen Keimpflanzen, bei Stolonen etc., und sie geht hier, wenn die Ellipse schmäler wird, in die pendelnde Nutation über, dic besonders gut bei Allium scorodoprasum zu sehen ist. Genauere Beobachtung zeigt freilich, daß bei pendelnder Nutation die Schwingungen durchaus nicht immer in einer Ebene bleiben, wie auch bei rotierender Nutation keineswegs immer Kreise oder Ellipsen gezeichnet werden. Somit ist irgendeine Grenze zwischen diesen beiden Formen der Nutation nicht zu ziehen.

Das gilt auch für eine weitere Unterscheidung, die man zwischen periodischen und ephemeren Nutationen gemacht hat. Typische einmalige oder ephemere Nutationen treffen wir bei zahlreichen Organen, die bei ihrer ersten Anlage gekrümmt sind und sich später geradestrecken. So zeigen schon am Embryo die Kotyledonen, das Hypokotyl und die Wurzel häufig eigenartige, und für die betreffende Sippe charakteristische Krümmungen, die teils endonom zu sein scheinen, teils auch durch die Raumverhältnisse im Embryosack bedingt sind[24]). Bekannt sind ferner die Krümmungen jugendlicher Teile in der Knospe. So sind Staubgefäße, Blüten- und Laubblätter sehr häufig durch verstärktes Wachstum auf der Unterseite (Hyponastie) eingekrümmt und strecken sich später durch vermehrtes Wachstum der Oberseite (Epinastie) gerade. Die „Knospe" kommt ja eben durch die Hyponastie von Blattorganen zustande. Gar nicht selten passiert es nun, daß die epinastische Ausbreitung eines Blattes nicht in einem Zug vollendet wird, sondern daß stärkere Senkung mit schwächerer Hebung abwechselt, womit dann ja periodische Nutationen gegeben sind. Uebergänge von ephemerer zu periodischer Nutation finden sich auch dann, wenn das epinastische Wachstum sozusagen über das Ziel hinausschießt, wenn also z. B. die in der Knospenlage nach oben konvergierenden Blättchen von Aesculus bei der Entfaltung nach unten zusammenneigen und dann erst durch erneutes hyponastisches Wachstum ungefähr horizontal ausgebreitet werden. Epinastie und Hyponastie wirken also neben Diageotropismus und Diaphototropismus mit bei der Herstellung der definitiven Lage dorsiventraler Organe; sie unterstützen dabei vielfach die äußeren Faktoren, oder sie arbeiten diesen auch entgegen. Näher können wir auf diese Wirkungen der Epi- und Hyponastie nicht eingehen, die besonders noch dadurch kompliziert werden, daß es neben endonomen auch induzierte Nastien (z. B. Photonastie) gibt.

Eigenartige Nutationen finden sich an den Blättern der Farne und auch an anderen Blättern mit lang andauerndem Spitzenwachstum [z. B. Drosophyllum[25])]. Solche Organe sind an der Spitze schneckenförmig eingerollt. Bei den Farnen ist diese Einrollung eine hyponastische, und wenn sich dieselbe bei der Streckung ausgleicht, so pflegt ihr eine weniger intensive epinastische Krümmung zu folgen, bevor die definitive Geradestreckung eintritt. Aehnlich verhält es sich mit der Nutation zahlreicher Keimpflanzen, die auf

24) Hannig 1906 Bot. Ztg. **64** 1.
25) Vgl. Goebel Organographie 2. Aufl. S. 1339 Fig. 1279.

der stärkeren Verlängerung einer bestimmten Seite des Keimsprosses beruht, die man gewöhnlich als die hintere Seite bezeichnet; auch hier folgt auf die eingekrümmte Spitze in der Zone maximalen Wachstums eine zweite Krümmung, die der Spitzenkrümmung entgegengesetzt verläuft. Wiesner[26]) spricht in diesem Fall von „undulierender" Nutation, von „einfacher" Nutation aber dann, wenn der Sproßteil hinter dem hakenförmig gekrümmten Ende sofort gerade ist (Linum).

Neben endonomen Krümmungen in der Ebene finden sich auch solche im Raum, Torsionen und Windungen. Beispiele liefern u. a.: die Blütenstiele von Vallisneria und manchen Cyclamenarten nach der Befruchtung[27]), der Fruchtknoten von Streptocarpus, die Blätter der in den Gärten als Juncus spiralis bezeichneten Juncusrassen, ferner die Blätter von Typha und manchen anderen schmalblättrigen Monokotylen, das Labellum von Himantoglossum, die Internodien von Chara, endlich die schon früher besprochenen Alterseinrollungen der Ranken. Wir müssen uns auf eine Erwähnung dieser Vorkommnisse beschränken, da dieselben anscheinend noch nicht genauer studiert sind. Für manche ist es darum auch nicht unwahrscheinlich, daß sie später einmal von den endonomen zu den induzierten Bewegungen gestellt werden müssen, wie das z. B. für die nickende Blütenknospe bei Papaver und die Sproßgipfel von Ampelopsis schon jetzt nötig ist; dieses Nicken würde man nach der Aehnlichkeit mit Keimsproßnutationen für autonom halten, wenn nicht Voechting und Scholtz[28]) gezeigt hätten, daß es auf positivem Geotropismus beruht. Aber auch bei manchen Keimsprossen haben neuere Untersuchungen[29]) ergeben, daß die Krümmungen nicht rein endonome sind, sondern unter Mitwirkung des Geotropismus sich vollziehen.

Blicken wir zurück, so sehen wir in den endonomen Bewegungen Erscheinungen, die dem Physiologen bis jetzt nur wenig Freude machen, und die auch biologisch nur zum Teil verständlich sind. Das mag die Kürze ihrer Behandlung rechtfertigen.

---

7. Kapitel.

Lokomotorische Bewegungen.

An die bisher ausschließlich behandelten Bewegungen der festgewachsenen Pflanze haben wir nun zum Schluß noch die Ortsveränderung frei beweglicher Pflanzen oder Pflanzenteile anzureihen. Auf den ersten Blick scheint es sich bei solchen Lokomotionen um total andere Erscheinungen zu handeln, als wir bisher zu untersuchen hatten. Eingehendes Studium zeigt aber, daß nur die Reaktions-

26) Wiesner 1878 Sitzungsber. Wien **77** I.
27) Hildebrand 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 559.
28) Voechting 1882 Bewegungen d. Blüten u. Früchte. Bonn. Scholtz 1892 Cohns Beitr. z. Biol. **5** 373.
29) Neubert 1902 Jahrb. wiss. Bot. **38** 119. Sperlich 1912 Jahrb. wiss. Bot. **50** 502.

weise, also eben die freie Ortsveränderung, und die Organe, durch welche diese vermittelt wird, für uns neu sind. Dagegen sind die allgemeinen und die speziellen Bedingungen, unter denen Lokomotion stattfindet, im wesentlichen die gleichen, die uns bei Wachstums- und Bewegungserscheinungen bisher entgegengetreten sind. Und wenn äußere Faktoren einen Einfluß auf die Richtung der Bewegung gewinnen, so handelt es sich da wieder um dieselben Reize, die wir bei den höheren Pflanzen besprochen haben. Dementsprechend hätte es manches für sich gehabt, die Ortsbewegungen zugleich mit den Krümmungsbewegungen zu behandeln. Bei der hier durchgeführten Trennung ist also von vornherein auf die zahlreichen Analogien, die zwischen beiderlei Erscheinungen bestehen, aufmerksam zu machen; diese werden uns auch weiterhin noch häufig genug auffallen.

1. Mittel der Lokomotion.

Ortsveränderungen treten uns im Protoplasma der Zellen fast bei allen Pflanzen entgegen; sie sind hier naturgemäß durch die starre Zellhaut begrenzt. Bei vielen niederen Organismen dagegen finden sich im Prinzip unbegrenzte Ortsveränderungen, wenn diese Organismen entweder die Fähigkeit haben, auf einem festen Substrat zu kriechen oder im Wasser zu schwimmen. Mit dem letzteren Fall beginnen wir.

Schwimmbewegungen finden sich bei manchen Flagellaten zeitlebens, bei den Algen, Pilzen und Bakterien bekommen gewisse Zellen wenigstens vorübergehend die Befähigung zum Schwimmen; es sind die sogen. Schwärmsporen oder Schwärmer, die eine vegetative Vermehrung und vor allen Dingen eine räumliche Verbreitung der betreffenden Spezies herbeiführen. Außerdem aber sind auch die Geschlechtszellen vielfach zum Schwimmen befähigt, und zwar bei niederen Formen beide Geschlechter, bei weiter differenzierten nur das eine, nämlich das männliche Geschlecht. Alle diese beweglichen Formen haben, ob sie mit Membran umgeben (Bakterien, Flagellaten) oder nackt sind (Schwärmsporen, Spermatozoiden), besondere fadenförmige Anhängsel (Geißeln oder Cilien), die als Bewegungsorgane funktionieren. Sie entspringen aus der Hautschicht des Protoplasmas und bestehen selbst aus Protoplasma; um wirken zu können, müssen sie an Wasser grenzen, also eventuell durch Poren der Membran austreten. Aenderungen der Gestalt der ganzen Zelle kommen im allgemeinen bei der Schwimmbewegung nicht in Betracht.

Als Typus solcher durch Vermittelung von Cilien schwimmender Organismen betrachten wir zunächst die Schwärmsporen der Algen[1]). Es sind nackte, meist zu mehreren in einer Mutterzelle entstandene Gebilde, die alle wesentlichen Bestandteile der Zelle aufweisen, also Protoplasma, Kern und außerdem Chloroplasten. Sie sind wohl immer längsgestreckt, oval oder birnförmig, stets deutlich polar, aber durchaus nicht immer radiär zu ihrer Längsachse gebaut. Der eine Pol, der bei der Bewegung vorausgeht, ist gewöhnlich chlorophyllfrei, an ihm finden sich vielfach an der Spitze, nicht selten aber auch mehr zur Seite, zwei, vier, manchmal auch viele Geißeln.

1) Nägeli 1860 Beitr. z. wiss. Bot. Heft 2 S. 96. Leipzig.

Das Hinterende ist gewöhnlich mehr abgerundet als das Vorderende und durch die Chloroplasten gefärbt. Die Bewegung ist nun deshalb keine einfache, weil sie nicht nur in einem Vorrücken in der Richtung der Längsachse besteht, sondern gleichzeitig in einer Drehung um diese. So wenigstens in gewissen Fällen; in anderen wird die Sache noch komplizierter. Es kann nämlich die Vorwärtsbewegung, anstatt geradlinig, auch in einer langgedehnten Schraubenlinie erfolgen, und es entspricht dann einer Drehung um die Achse ein Umlauf in dieser Schraube; die Achse des Schwärmers ist dabei parallel der Achse der Schraubenbahn gestellt. Endlich gibt es noch eine dritte Art von Bewegung, wenn nämlich das Vorderende der Schwärmspore in einer Schraubenlinie, das Hinterende in einer geraden Linie vorwärts schreitet.

Ohne äußere Hindernisse, die in rein mechanischen Verhältnissen oder in Reizen bestehen können, verfolgt die Schwärmspore die Richtung, die sie eingeschlagen hat, immer weiter und legt so meistens ungefähr einen geraden Weg zurück; einzelne Schwärmer scheinen aber immer in gebogener oder gar in unregelmäßiger Bahn zu schwimmen. Trifft eine Schwärmspore auf ein mechanisches Hindernis, so kann sie, ohne von der Stelle zu kommen, die drehende Bewegung fortsetzen, häufig prallt sie aber zurück oder bewegt sich auch unter Rotation, die zu der bisherigen gegenläufig ist, rückwärts. In diesem Falle geht also das Hinterende bei der Bewegung voran; nach kurzer Zeit schwimmt aber die Schwärmspore wieder vorwärts. Vom Fall der Rückwärtsbewegung abgesehen, pflegt die Drehungsrichtung nur bei einzelnen schwimmenden Pflanzen zu wechseln, bei der Mehrzahl ist sie konstant, und ihr Sinn ist für die betreffenden Spezies charakteristisch. — Alle diese Erscheinungen lassen sich an den Schwärmern nur dann gut beobachten, wenn man ihre Bewegung verlangsamt; dies geschieht am einfachsten dadurch, daß man das Kulturwasser durch Gummilösung ersetzt.

Die absolute Geschwindigkeit der Schwärmer, die übrigens sehr von gewissen Außenbedingungen abhängt, ist keine sehr große; sie scheint nur unter dem Mikroskop oft sehr beträchtlich, weil wir da den Weg vergrößert sehen. Am geschwindesten bewegen sich wohl die Schwärmer von Fuligo varians[2]), die in einer Sekunde fast einen Millimeter zurücklegen; als schon recht ansehnliche Geschwindigkeit betrachtet man die der Ulvaschwärmer [0,15 mm in der Sekunde[3])]; sehr viel langsamer bewegen sich dann z. B. die Spermatozoiden der Farne [0,015—0,030 mm in der Sekunde[4])].

Die Samenfäden der Farne weichen nur in ihrer Form, nicht in der Bewegung von den Algenschwärmen ab. Sie sind korkzieherartig gewunden; ihre zwei bis vier Windungen werden nach hinten zu größer und zugleich dicker. Die Geißeln sind an den engeren, vorderen Windungen inseriert. Eine Gestaltsänderung des Samenfadens während der Bewegung findet nicht statt.

Daß die Geißeln die Ursache der Bewegung sind, läßt sich leicht nachweisen. Wird z. B. eine Schwärmspore in zwei Teile geteilt, so bewegt sich nur der geißeltragende Teil weiter. Gelingt

2) Hofmeister 1867 Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig.
3) Strasburger 1878 Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena.
4) Pfeffer 1884 Unters. Tübingen 1 363.

es, durch mechanische Einflüsse die Geißeln zu entfernen, so hört alle Bewegung auf, und der Körper des Schwärmers sinkt zu Boden; umgekehrt kann man gelegentlich beobachten, daß auch eine abgerissene Geißel sich noch eine Zeitlang weiterbewegt.

Die Vorgänge, die an der Geißel sich abspielen und die Bewegung der Schwärmspore bewirken, können unter dem Mikroskop im einzelnen nicht studiert werden. Daß die Geißel sich bewegt, erkennt man daran, daß sie mehr oder weniger unsichtbar wird.

METZNER[5]) hat zunächst an der Hand von Modellen die Wirkungsweise der Geißeln klargemacht. Er hat gerade und gekrümmte, starre und biegsame Drähte rotieren lassen und hat so gezeigt, daß unter sehr verschiedenen Bedingungen eine Ortsbewegung durch das Schwingen von Geißeln zustande kommen kann. Schon eine kurze, gerade, starre Geißel, die einen kegelförmigen Raum umschwingt, kann eine ausgiebige Lokomotion bewirken; ihr Wirkungsgrad ist maximal, wenn der Winkel, den sie mit der Achse bildet, 20–23° beträgt. Bei größerer Biegsamkeit nimmt eine solche Geißel passiv die Form einer Schraube an, die sich äußerlich nicht von einer starren Schraube unterscheidet. Ein Vorwärtsschwimmen

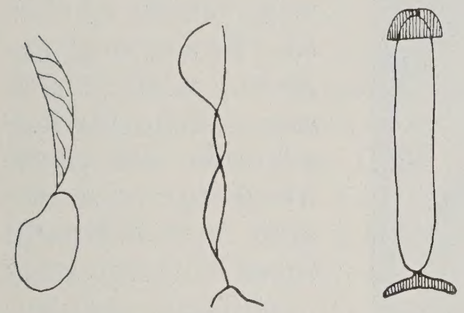
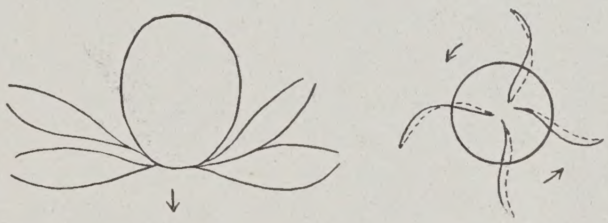


Fig. 145. Fig. 146.

Fig. 145. Schwingungsraum der Geißeln von Monas vivipara (links) und von Monas amoebina (rechts). Stark vergr. Nach ULEHLA.
Fig. 146. Spirillum volutans. Stark vergr. Der Schwingungsraum der Geißeln am Vorder- und Hinterende schraffiert. Nach METZNER.



a b

Fig. 147. Ulothrix-Schwärmsporen. *a* von der Seite, *b* von oben. Schwingungsräume der Geißeln nach ULEHLA.

bei Anheftung der Geißel am Hinterende ist nur denkbar, wenn die Geißel eine relativ starre rechtsgewundene Schraube ist, die rechtsläufig rotiert. Dreht sich dieselbe Geißel links herum, so tritt Rückwärtsbewegung ein.

Bei Untersuchung lebender Objekte hat sich die Benützung der Dunkelfeldbeleuchtung[6]) (Paraboloidkondensor) sehr nützlich erwiesen. Es läßt sich freilich auch mit dieser nur selten die Geißel selbst erkennen; so wie wir aber bei einem rasch rotierenden Draht die Fläche, die er umschwingt, oder den Raum, den er durchschwingt, im Zusammenhang erblicken, so ist es auch bei der tätigen Geißel im Dunkelfeld. Wir sehen statt ihrer einen leuchtenden Raum, den Schwingungsraum.

Bei Flagellaten und Schwärmern hat der Schwingungsraum nur selten die Gestalt einer Rotationsfigur. Meist stellt er eine schlanke Glocke mit gekrümmter Achse vor (Fig. 145 u. 147). Sie ist die Folge der Schwingung einer langen, elastischen Geißel von elliptischem Querschnitt. Bei noch größerer Länge können sich auch

5) METZNER 1920 Biol. Cbl. **40** 49; Jahrb. wiss. Bot. **49** 325.
6) ULEHLA 1911 Biol. Cbl. **31** 645. BUDER 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 529.

„Knoten" ausbilden, wie bei Monas amoebina (Fig. 145, rechts). Einen elliptischen Schwingungsraum weisen andere Flagellaten, sowie die Schwärmer von Scytosiphon u. a. auf; im Extrem kann die Geißel fast in einer Ebene schwingen. Im allgemeinen kann man von diesen Objekten sagen, daß die Basis der Geißel einen Kegelmantel umschwingt, das flexile Ende aber eine passive Schraube bildet.

Wesentlich anders verhalten sich die Bakterien. Bei Chromatium Okeni haben wir am Hinterende eine rechtsläufige Schraube, mit 1—2 Windungen, die ähnlich wie eine Schiffsschraube wirkt und das Bakterium vorwärtsbewegt. Beim Rückwärtsschwimmen muß sich die Geißel, ohne ihre Gestalt zu ändern, in umgekehrter Richtung drehen. [Buder[6].] Aber während die Schiffsschraube selbst starr ist und durch Drehung einer Achse in Bewegung gesetzt wird, muß eine solche Geißelschraube, der ja die drehbare Achse abgeht, sich während ihrer Rotation stets neubilden. Im untätigen Zustande kann die Geißel mehr oder weniger gerade gestreckt sein; beim Uebergang zur Tätigkeit wird erst einmal die Schraube formiert, dadurch daß sich die Geißel entlang einer Schraubenlinie an ihrer Oberfläche kontrahiert. Während der Rotation muß sich dann diese Kontraktionslinie fortwährend verschieben. Diese Vorstellung von der Tätigkeit der Geißel hat schon Bütschli entwickelt; unrichtig war es nur, sie auf alle Geißeln zu übertragen[7].

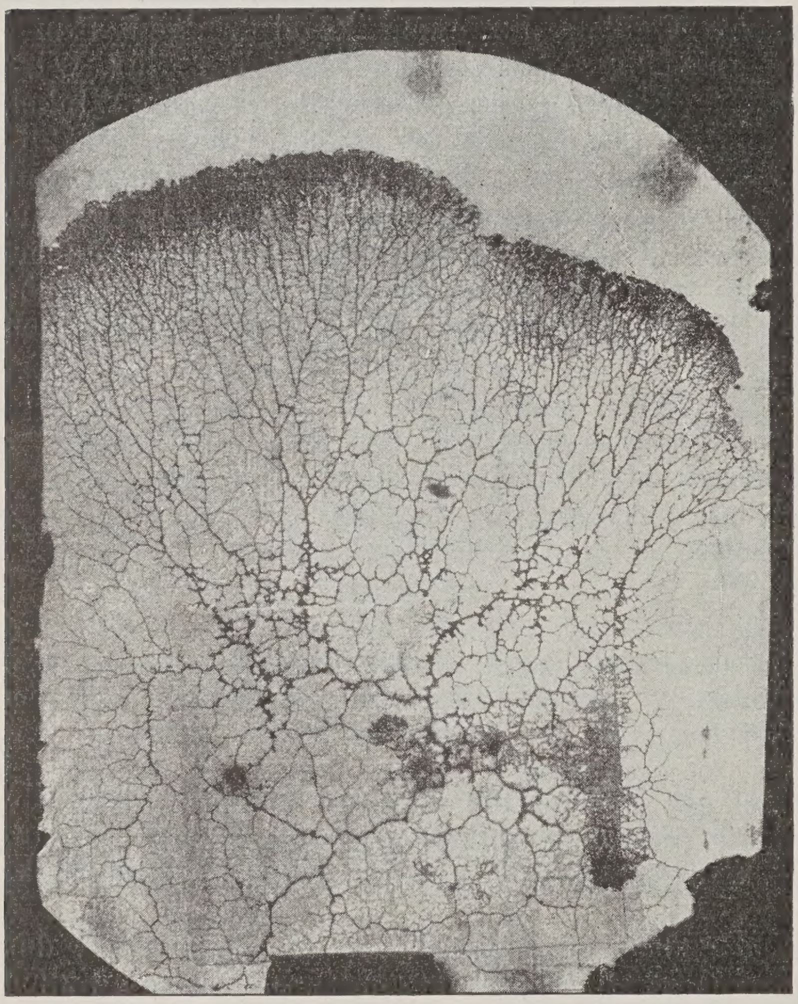


Fig. 148. Plasmodium von Fuligo varians, auf Filtrierpapier kriechend. Photographische Aufnahme. Etwas verkleinert.

Bei den Spirillen treffen wir wieder auf andere Verhältnisse. Sie haben an beiden Polen je ein Büschel von etwa 25 Einzelgeißeln, die sich bei der Tätigkeit zu einer Schraube vereinigen. Diese Geißelbüsche arbeiten bei normalem Schwimmen aber beide.

7) Bütschli 1883 Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches: Protozoa. Heidelberg.

Der vordere Schwingungsraum ist eine nach hinten geöffnete Glocke, der hintere hat schlanke Kelchform (Fig. 146). Bei der Umkehr der Bewegungsrichtung wird jeder Schwingungsraum momentan umgeschaltet, so daß die bisher hintere Geißel nun die Gestalt der vorderen annimmt und umgekehrt. Die Bewegung der Schrauben erfolgt ganz gleichmäßig ohne jeden Ruck. Vermutlich kontrahieren sich die Einzelgeißeln, aus denen jedes Geißelbüschel zusammengesetzt ist, in einer bestimmten Richtung fortschreitend. Diese Linie und damit die Rotationsrichtung kann durch äußere Momente geändert werden.

Spirillum volutans hat eine ansehnliche Geschwindigkeit; bis zu 100 μ in der Sekunde kann es zurücklegen. Der schraubige Körper rotiert in entgegengesetzter Richtung wie die Geißeln. Die Geißeln machen etwa 40, der Körper 13 Umdrehungen in der Sekunde. Die mechanische Leistung der Geißeln ist in erster Linie die Körperdrehung. Vermöge seiner Gestalt schraubt sich dann der gedrehte Körper geradlinig in das Wasser ein.

Außer Schwimmbewegungen treten bei niederen Organismen auch Kriechbewegungen auf, die also ein mindestens partielles Festkleben des Organismus am Substrat erfordern. Gewisse Kriechbewegungen kommen nun offenbar durch Ausscheidung von Schleim zustande. Bei den Desmidien sind es Schleimmassen, die ganz besonders am Ende ausgeschieden werden. Sie heften die Zellen an das Substrat und schieben sie beim Verquellen vorwärts. Auch bei gewissen Cyanophyceen[9]) ist der ausgeschiedene Schleim die Bewegungsursache. Er soll aber hier anisotrop sein und in einer zur Fadenachse spitz geneigten Richtung maximal quellen. Dadurch entsteht an jeder einzelnen Zelle eine Druckwirkung in Richtung nach dem einen oder dem anderen Ende des Fadens, und diese Richtung kann auffallenderweise durch äußere Reize geändert werden. Bei Nostoc erfolgt diese Bewegung ohne, bei Oscillaria mit Drehung um die Längsachse. Bei den Diatomeen[10]) soll ein extrazellulares Protoplasma die Bewegung verursachen — und bei allen Ortsveränderungen nackter Protoplasten, die unter Gestaltsveränderung auf dem Substrat kriechen, ist das Protoplasma der treibende Faktor.

Diese Bewegungsform ist unter dem Namen „amöboide Bewegung" bekannt, weil sie zuerst an Amöben genauer studiert wurde; im Pflanzenreich findet sie sich fast nur bei den Schleimpilzen (Myxomyceten). Die aus der Spore hervorgehenden Schwärmer bewegen sich zuerst mit Hilfe einer Geißel; später nehmen sie die amöboide Bewegungsweise an und führen diese auch dann noch fort, wenn sie in Vielzahl zu einem sogenannten Plasmodium verschmolzen sind. Das Eintreten der Fruktifikation macht schließlich den Bewegungen ein Ende. Wegen ihrer recht beträchtlichen Größe eignen sich die Plasmodien ganz besonders zur Beobachtung der Bewegung, die hier vielfach ohne weitere optische Hilfsmittel wahrgenommen werden kann. Man findet solche Plasmodien, besonders die der Physareen, auf faulendem Laub, auf alter Lohe, in Form reich verzweigter, netzförmig verbundener Fäden von sehr verschiedener Dicke (Fig. 148), so daß die feineren Anastomosen des Netzes nur mit dem Mikroskop wahrgenommen werden

---

8) Stahl 1880 Bot. Ztg. **38** 393. Aderhold 1888 Jen. Zeitschr. f. Naturw. **22** 310.

9) Correns 1897 Ber. Bot. Ges. **15** 139.

10) O. Müller 1897 Ber. Bot. Ges. **15** 70; 1907 ebenda **26a** 676; 1908 ebenda **27** 27. Lauterborn 1896 Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig. Schütt 1899 Jahrb. wiss. Bot. **33** 594. Palmer 1910 Bot. Cbl. **117** 222.

können. DE BARY[11]) entwirft von ihrem Aussehen und ihren Bewegungen folgendes Bild: „An einer Stelle, der ‚Vorderseite' des Plasmodiums, sind die Hauptäste besonders reich verzweigt, die Zweige mit angeschwollenen Enden versehen, fächerförmig auf dem Substrat ausgebreitet und durch besonders reichliche Anastomosen verbunden. Die einzelnen Zweige und Anastomosen des reichmaschigen Netzes, welches die Vorderseite hierdurch bildet, sind dabei entweder dick, halb oder ganz zylindrisch, mit kolbig angeschwollenen und oft lappig eingeschnittenen Enden; oder sie sind flach ausgebreitet, so daß das Vorderende eine dünne, siebartig durchlöcherte Platte darstellt, deren Rand gekerbt und meist etwas gewulstet ist, und welche von den stärkeren Zweigen, wie von angeschwollenen Venen, durchzogen wird, vergleichbar einem Mesenterium mit seinem Gefäßsystem." „Die Plasmodien sind von weicher Konsistenz, sie lassen sich mit dem Finger sehr leicht zu einem schleimigen Brei verstreichen, sind aber doch fest genug, um bei Durchschneidung mit einem scharfen Messer meistens ebene Schnittflächen zu zeigen. Dem natürlichen Substrat haften sie meistens fest an, unter Wasser lassen sich jedoch ziemlich große Stücke unversehrt ablösen, als sehr weiche, biegsame, keineswegs jedoch etwa flüssige und abtropfende Körper."

„Schon mit bloßem Auge bemerkt man, daß die Plasmodien fortwährend ihre Form verändern, indem neue Verzweigungen ausgetrieben, andere allmählich eingezogen werden, und daß das Ganze sich hierbei kriechend fortbewegt." Weit deutlicher aber tritt das unter dem Mikroskop hervor. „Die Hauptäste nehmen in stetem Wechsel an Dicke zu und wieder ab, hier und da erscheint an ihrer Oberfläche eine erst flache Hervorragung, welche sich langsam oder plötzlich zu einem neuen Ast ausstreckt, während andererseits Aeste kleiner werden und allmählich in den Hauptstamm zurückfließen. Hier sieht man zwei Aeste gegeneinander wachsen; ihre Enden berühren sich und sind im nächsten Augenblick zu einer Anastomose ihrer Hauptstämme verschmolzen. Dort wird eine Anastomose an irgendeinem Punkte flach eingeschnürt, bis auf einen dünnen, fadenförmigen Verbindungsstrang; dieser zerreißt, die Anastomose ist in zwei Aeste getrennt, welche langsam in ihre Stämme zurückfließen. Weit lebhafter als an den stärkeren Aesten treten diese Bewegungen hervor an den mikroskopischen Zweiglein; diese werden in unaufhörlichem Wechsel ausgetrieben und wieder eingezogen, feinen Tentakeln vergleichbar; man sieht sie fort und fort die Form ändern, Zweige treiben und wieder einziehen, Anastomosen bilden und wieder lösen, manchmal aber auch zu größeren Dimensionen anschwellen und allmählich die Eigenschaften stärkerer Hauptäste annehmen. — Der Wechsel der Bewegungen ist an allen Teilen des Plasmodiums zu beobachten; doch bemerkt man leicht, daß er an dem Vorderende lebhafter als am entgegengesetzten Ende ist, und daß an ersterem vorzugsweise ein Austreiben neuer, an letzterem vorwiegend ein Eingezogenwerden vorhandener Aeste stattfindet. Hierdurch kommt die kriechende Fortbewegung des Plasmodiums zustande." Die Richtung desselben wechselt nicht selten.

Neben dieser Aenderung der äußeren Form und der damit verbundenen Ortsveränderung des ganzen Plasmodiums bemerkt man auch im Innern lebhafte Bewegung. Es besteht nämlich das Plasmodium aus einer farblosen, wasserhellen Grundsubstanz, dem Protoplasma, und in dieser sind zahlreiche Körnchen, teils kohlensaurer Kalk, teils Farbstoffe eingelagert. Die strömende Bewegung des Protoplasmas wird durch solche Körnchen, die passiv mitgerissen werden, leicht sichtbar. So bemerkt man zunächst in jedem Ast eine lebhafte Strömung im Zentrum; die Peripherie dagegen ist in Ruhe, und zwar sowohl ganz außen, wo sie nur aus hyalinem Plasma besteht, als auch gewöhnlich noch etwas weiter innen, wo schon Körnchen sind. Die Bewegung vollzieht sich anscheinend wie in einem Kanal, und sie erfolgt für einige Zeit in einer bestimmten Richtung, um später in die entgegengesetzte umzuschlagen. Die Vorwärtsbewegung dauert meist länger als die Rückwärtsbewegung; die Zeit, die vom Einsetzen einer Vorwärtsbewegung vergeht bis zur nächsten, ist bei einer gewissen Entwicklung des Plasmodiums konstant[12]). In den hautartigen Ausbreitungen bemerkt man meistens zahlreiche Ströme, und nicht selten verlaufen die benachbarten in entgegengesetzten Richtungen; hier sieht man auch häufig eine zuvor ruhende Stelle in Bewegung übergehen, woraus sich entnehmen läßt, daß vorgebildete Kanäle, in denen die Strömung erfolgt, nicht existieren. Noch deutlicher wird das, wenn man beobachtet, wie eine Strömung sich seitlich verbreitert, also die bisherige an-

---

11) DE BARY 1864 Die Mycetozoen. 2. Aufl. S. 37. Leipzig.

12) VOUK 1900 Sitzungsber. Wien. Akad. **119** I; 1912 Denkschr. Wien. Akad. 88 653.

scheinend feste Wand des Kanals flüssig wird und sich bewegt. In lebhaft vorrückende Enden der Aeste sieht man stets einen starken Körnerstrom eindringen, so daß es oft den Anschein hat, als würde durch diesen Strom die Fortbewegung des Zweigendes bewirkt. Kleinere Prominenzen bestehen aber sehr häufig nur aus hyalinem Protoplasma ohne alle Körner, so daß der Zusammenhang zwischen der inneren Körnerbewegung und der äußeren Umrißänderung zweifelhaft wird. In der einfachsten Gestalt tritt uns die amöboide Bewegung bei gewissen Amöben[13]) entgegen. Pelomyxa penardi oder Amoeba blattae z. B. bestehen aus einem flachen, länglichen Protoplasmaklümpchen, das ohne große Formveränderungen auf der Unterlage vorwärts kriecht. Im Innern sieht man einen einzigen Körnerstrom in der Achse verlaufen und sich am fortschreitenden Ende der Amöbe fontänenartig ausbreiten. Vom Hinterende aus sammeln sich die Ströme im Axialstrom. Eine gürtelförmige Zone, die in Ruhe ist, trennt die vorderen Ausbreitungsströme von den hinteren Sammlungsströmen. Manchmal aber gehen die rückläufigen Randströme direkt bis ans Hinterende und biegen hier in den vorwärts gerichteten Zentralstrom ein (Fig. 149). Diese Strömung hat man als „Fontänentypus" bezeichnet. — Im Gegensatz zu ihr zeigen andere Amöben eine völlig verschiedene Bewegungsweise, die JENNINGS[14]) genau studiert hat. Die Fig. 150 *A* stellt eine solche Amöbe in der Seitenansicht dar; sie zeigt, daß nur das dünne Vorderende von *x* bis *a*, nicht aber das hohe, abgerundete Hinterende dem Substrat anhaftet. Durch den ganzen Körper hindurch bemerkt man Ströme in der Richtung der Pfeile. Im großen und ganzen also findet nur ein Strömen in der Richtung der Vorwärtsbewegung statt, jeder Rückstrom fehlt völlig. Wird der Oberfläche der Amöbe ein Fremdkörper angeklebt, so sieht man diesen am Hinterende aufsteigen und dann auf der Oberseite nach vorn sich bewegen. Hat der Körper den Punkt *a* erreicht, so bleibt er am Substrat liegen, während das Protoplasma über ihn wegfließt, und erst wenn er auf diese Weise wieder dem Hinterende nahegekommen ist, wird er von neuem vom Strom erfaßt

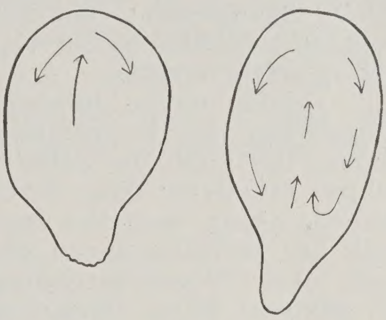


Fig. 149. Amoeba blattae. Strömung nach RHUMBLER[12]).

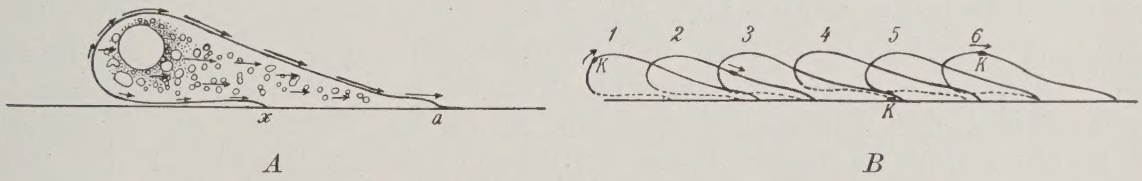


Fig. 150. Amöbe nach JENNINGS[14]). Von der Seite gesehen. *A* Art des Ansitzens am Substrat. *B* Schema der Fortbewegung.

und nach vorn getragen. Fig. 150 *B* stellt die Bewegung in schematischer Weise dar; man beachte, wie der Körper *k* vom Stadium *3* bis zum Stadium *5* an der gleichen Stelle bleibt.

Die ausführliche Schilderung der amöboiden Bewegung macht uns nun die Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der höheren Pflanzen[2]), das von der Zellhaut umgeben ist, leicht verständlich. Wir können dieses sogar direkt mit einem Myxomyceten vergleichen, der in eine Zelle eingeschlossen ist. Stets liegt der Zellwand eine Schicht von Protoplasma an, das bald von geringer, bald von größerer Mächtigkeit ist, und das ruht. Daran schließt sich strömendes Protoplasma, das den Raum zwischen der Vakuole und dem peripheren Plasma einnimmt, und von diesem gehen den Anastomosen und Tentakeln des Plasmodiums vergleichbare Stränge aus, die wie ein Gerüstwerk den Zellsaft durchsetzen und durch fortwährende Aenderung von Form und Lage eine Bewegung verraten, die aber durch den beschränkten Raum der Zelle notwendig eng begrenzt ist. Aber wie beim Plasmodium, so sehen wir auch hier Körnchen in den einzelnen Plasmasträngen, sowie im wandständigen Plasmaschlauch in strömender Bewegung. Die Richtung dieser Ströme wechselt wie dort von Zeit zu Zeit, und selbst an dicht

13) RHUMBLER 1905 Zeitschr. f. wiss. Zool. 83 1.

14) JENNINGS 1904 Public. No. 16, Carnegie-Institut of Wash.; vgl. Biol. Cbl. 1905.

benachbarten Stellen eines Stranges verläuft nicht selten die Bewegung in entgegengesetztem Sinne; andernfalls würde es ja zu einer einseitigen Anhäufung der Körnchen kommen.

Neben dieser mehr unregelmäßigen Protoplasmabewegung, die unter dem Namen Zirkulation bekannt ist, unterscheidet man als Rotation eine andere Form. Bei dieser strömt das wandständige Protoplasma — wiederum mit Ausnahme einer peripherischen Schicht von verschiedener Dicke — in einer konstanten Richtung, in einer geschlossenen Bahn; diese pflegt der Längsachse der Zelle entsprechend langgestreckt zu sein; nicht selten weist sie auch, besonders bei sehr langen Zellen, deutliche Drehungen auf. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung ist am größten unmittelbar an der Vakuole, und diese wird passiv in eine gleichsinnige Rotation versetzt. Das beweist nun, daß nicht etwa der Zellsaft, sondern die peripheren Plasmamassen die Rolle, die das Substrat bei den Amöben spielt, übernehmen; funktionierte die Vakuole als „Stützpunkt“ für die Bewegung, so müßte in ihr eine Strömung auftreten, die der des Protoplasmas entgegengesetzt verliefe.

Häufig werden durch Rotation wie durch Zirkulation nicht nur kleine leblose Einschlüsse des Protoplasmas in Bewegung versetzt, sondern es werden auch Organe der Zelle, die Zellkerne und die Chlorophyllkörner, passiv zu Ortsveränderungen veranlaßt; diese dürften nicht selten von großer Bedeutung für die Pflanze werden. Ganz besonders starke Verschiebungen des gesamten Plasmaleibes innerhalb der Zellhaut finden sich bei der sog. flutenden Plasmabewegung, die man nach lokaler Wasserentziehung durch osmotische Wirkung oder durch Transpiration bei gewissen Pilzen beobachtet hat [15]).

Bei der weiten Verbreitung der geschilderten Bewegungsformen und bei ihrer offenbaren Wichtigkeit hat es seit langer Zeit nicht an Versuchen gefehlt, ihre Ursachen aufzudecken, und es herrschte meistens das Bestreben, nicht nur die amöboide Bewegung und die offenbar in gewisser Beziehung zu ihr stehenden Rotations- und Zirkulationsströme, sondern auch zugleich die Geißelbewegung und sogar die Muskelbewegung auf das gleiche Prinzip zurückzuführen. Indem man früher vom Muskel und dessen offenkundigen Eigenschaften ausging, wollte man alle diese protoplasmatischen Bewegungen auf eine Kontraktilität der Hautschicht zurückführen. Nachdem das Unhaltbare dieser Auffassung erkannt war, suchte Hofmeister [2]) den Grund der Plasmabewegungen in einem Wechsel der Wasseranziehung der kleinsten Plasmateilchen, Engelmann [16]) in der Gestaltsveränderung derselben. Alle diese Erklärungsversuche schreiben also dem Protoplasma eine unerklärte Eigenschaft zu, die als gegeben hingenommen wird, obwohl sie nur dem lebendigen Protoplasma, nicht etwa auch leblosen Körpern zukommen soll; sie verlegen also einfach das Rätsel in das Gebiet des Unsichtbaren. Neuere Erklärungen, so namentlich die von Berthold, Bütschli, Quincke und Rhumbler [17]) ausgehenden, verdienen mehr Beachtung, weil sie den Versuch machen, die Protoplasmabewegungen auf rein physikalische Ursachen zurückzuführen.

Gemeinsam ist diesen Theorien ursprünglich die Grundannahme, das Protoplasma sei eine Flüssigkeit, seine Normalgestalt also eine Kugel. Abweichungen von der Kugelgestalt und ebenso die Bewegungen werden dann aus Aenderungen in der Oberflächen-

---

15) Ch. Ternetz 1900 Jahrb. wiss. Bot. **35** 273. Arthur 1897 Annals of Bot. **11** 491. Schröter 1905 Flora **95** 1. Andrews 1912 Bull. Torrey Club **39** 455.

16) Engelmann 1879 Hermanns Handb. d. Physiologie **1**. Leipzig.

17) Berthold 1886 Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig. Bütschli 1892 Untersuchungen über die mikroskopischen Schäume. Leipzig. Quincke 1888 Annalen der Physik (N. F.) **35**. Rhumbler 1905 zit. in 13. Jensen 1902 Ergebnisse d. Physiol.

spannung abgeleitet[18]). In der Tat sieht man ja das Protoplasma nach Verwundungen und anderen Schädigungen sich häufig zur Kugel abrunden, und daran, daß gewisse Teile desselben flüssig sind, ist gar nicht zu zweifeln. In der Oberflächenspannung ist also zweifellos ein Prinzip von großer Wichtigkeit erkannt, doch darf man nicht glauben, mit diesem alle Fragen der Plasmabewegung definitiv erledigen zu können. Auch sind die genannten Autoren in den Einzelheiten der Erklärung nichts weniger als einig.

Um wenigstens einen ungefähren Begriff von solchen physikalischen Theorien der Plasmabewegung[19]) zu geben, wollen wir die Geißelbewegung und die Strömungen innerhalb der Zelle, da diese größere Schwierigkeiten bieten, ganz beiseite lassen und als Beispiel nur die amöboide Bewegung näher betrachten. Dabei gehen wir von den Amöben mit typischer Fontänenbewegung aus. Diese hat Bütschli[17]) mit den Emulsionsbewegungen verglichen, wie er sie besonders an Oeltröpfchen, die einseitig an Seifenlösung grenzen, oder an seinen Oelseifenschaumtropfen beobachten konnte. Oelseifenschäume kann man sich z. B. in der Weise verschaffen, daß man dickes Olivenöl mit K_2CO_3 verreibt und dann in Wasser bringt. Die anfangs in Oel gelöste Seife geht bald in das Wasser über, das in das Oel hineindiffundiert, und die wässerige Seifenlösung scheidet sich dann in Form feinster Vakuolen in der öligen Grundmasse aus. Wenn an einem solchen Schaumtropfen einseitig einige Waben platzen, dann wird das Oel an dieser Stelle mit einer Seifenschicht überzogen sein, und damit sind dieselben Bedingungen gegeben, wie wenn man an einen homogenen Oeltropfen, der im Wasser liegt, einseitig Seifenlösung treten läßt (Fig. 151). Unter diesen Umständen zeigt der Tropfen eine fortschreitende Bewegung im ganzen und Strömungen im Innern, die offenbar ganz frappant an die der Amöbe (Fig. 149) erinnern.

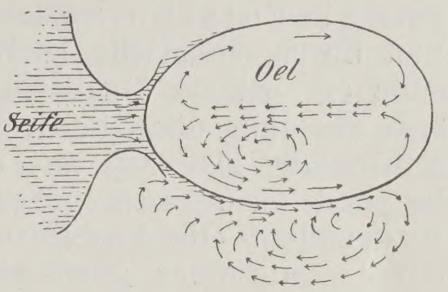


Fig. 151. Oeltropfen in Berührung mit Seifenlösung. Die Pfeile markieren die Strömungen. Nach Bütschli[17]).

Der Erklärung, die Bütschli für diese Phänomene gibt, können wir hier im einzelnen nicht folgen, wir bemerken nur, daß (infolge der Herabsetzung der Oberflächenspannung an der Berührungsstelle mit der Seife) eine Störung im bisherigen Gleichgewichtszustand der Oberflächentension gegeben ist. Wichtig in der Bütschlischen Erklärung ist aber auch der Umstand, daß die stärkste Strömung unmittelbar an der Oberfläche des Oeltropfens verläuft (durch größere Pfeile in der Figur angedeutet), und daß durch diese das umgebende Wasser in eine gleichsinnige Bewegung versetzt wird. Eine nachträgliche Beobachtung an der Amöbe hat jedoch Bütschli darüber belehrt, daß hier der betreffende Flüssigkeitsstrom im Wasser fehlt oder in entgegengesetzter Richtung verläuft. Er zieht selbst daraus die Konsequenz, daß seine Theorie nicht völlig richtig sein könne.

18) Vgl. Ewart 1903 On the physics and physiology of protopl. streaming. Oxford.

19) Man vgl. die zusammenfass. Darstellung Biedermanns 1909 Ergebnisse d. Phys. 8 26. Rhumbler 1914 Ergebnisse der Physiologie **14** 484.

Bei dem anderen Typus der Amöben, der die Randströmung ganz entbehrt, kann natürlich diese Erklärung nicht zutreffen. Für sie gilt vielleicht eine andere, von BERTHOLD entwickelte Anschauung. BERTHOLD vergleicht die Amöbe mit einem Flüssigkeitstropfen, der sich auf einer anderen, nicht mit ihm mischbaren Flüssigkeit oder auf einem festen Körper ausbreitet. Fassen wir den letzteren Fall speziell ins Auge, und denken wir an einen Flüssigkeitstropfen, der auf eine Glasplatte aufgesetzt wird, so hängt die Größe der Ausbreitung in erster Linie von der Oberflächenspannung ab, die zwischen Glas und Flüssigkeit, Glas und Luft, Flüssigkeit und Luft herrscht; diese aber variiert vor allem nach der chemischen Zusammensetzung der Flüssigkeit, ferner z. B. nach der Temperatur. Eine homogene Flüssigkeit wird sich zur Linsenform, also allseits gleichartig ausbreiten; ist das Glas nicht ganz rein, ist die Flüssigkeit inhomogen, oder hat sie an verschiedenen Punkten verschiedene Temperatur, so kommt eine ungleichseitige Ausbreitung zustande, speziell kann auch eine einseitige Ausbreitung stattfinden. Bei den Amöben wird nun durch chemische Differenzen zwischen Vorderende und Hinterende ein polarer Gegensatz geschaffen; nur das Vorderende breitet sich zu einer dünnen, dem Substrat adhärierenden Schicht aus, das Hinterende löst sich mit der Abnahme der Adhäsion vom Substrat los und sucht sich unter dem Einfluß der Oberflächenspannung abzurunden. Die Ausbreitung am Vorderende erfolgt nun nach BERTHOLD „mit einer gewissen Gewaltsamkeit“, das Vorderende wird „ausgezogen, nicht ausgestreckt“, und die zur Ausbreitung nötigen Stoffmassen können nur aus den weiter zurückgelegenen Partien des Körpers beschafft werden. „So entsteht infolge einer Saugwirkung der nach vorn gerichtete Zentralstrom. Am Vorderende angelangt, breitet er sich springbrunnenartig aus, weil die Ausbreitung in der Achse des Körpers am intensivsten, seitlich weniger ausgiebig ist.“ Als weitere bewegende Ursache kommt noch ein Druck von hinten hinzu, der mit dem Abrundungsbestreben des Hinterendes verbunden ist.

Auf die Bedeutung eines solchen zentripetalen Druckes vom Hinterende der Amöbe aus hat dann namentlich RHUMBLER[13]) hingewiesen. Er führt diesen Druck auf das „Gelatinieren“ der Plasmaoberfläche zurück, d. h. auf seinen Uebergang vom flüssigen in den festen Zustand (Gelzustand), und er spricht geradezu von einem Gelatinierungsdruck, durch den das flüssige Vorderende der Amöbe vorwärts getrieben wird. Diese Hypothese kommt jedenfalls einmal einer wichtigen Tatsache entgegen, insofern sie zugibt, daß die Plasmaoberfläche nicht den Charakter einer Flüssigkeit haben muß. Speziell bei den Myxomyceten wissen wir aus Studien PFEFFERS, daß der ruhenden Hautschicht eine recht ansehnliche Kohäsion zukommt. Stärkere Stränge von Chondrioderma konnten mit einem Gewicht bis zu 60 mg pro Quadratmillimeter belastet werden und kehrten nach der Entlastung ohne bleibende Dehnung auf die ursprüngliche Länge zurück. Da offenbar die ruhende Hautschicht so gut wie allein diesen Zug zu tragen hatte, so berechnet PFEFFER für den Quadratmillimeter dieser ein Tragvermögen von 300 mg. Bedenkt man, daß zum Zerreißen eines Bleidrahtes vom gleichem Querschnitt etwa 2 kg nötig sind, so sieht man, daß das Myxomycetenprotoplasma ein sehr weicher Körper ist. Die trotzdem nach-

weisbare Kohäsion zeigt, daß es sich nicht um eine eigentliche Flüssigkeit handeln kann. Die Kohäsion der peripheren Teile ergibt sich auch aus einer Beobachtung PFEFFERS[20]), wonach Vakuolen beim Durchströmen durch enge Kanäle des Plasmodiums deformiert werden können.

Mit dem Nachweis der größeren Konsistenz des Protoplasmas an der Oberfläche von Plasmodien wird es wahrscheinlich, daß auch bei Amöben ähnliche Verhältnisse vorkommen, und daß eben ganz allgemein das Protoplasma sehr leicht aus einem flüssigen Solzustand in einen festen Gelzustand übergehen kann; wir können ja bei Myxomyceten diese Uebergänge direkt wahrnehmen. Aber die Existenz eines „Gelatinierungsdruckes" ist damit noch nicht erwiesen. Es will uns scheinen, als ob diese Annahme in mancher Hinsicht an die älteren Vorstellungen von der Kontraktion als Ursache der Bewegung sich anschlösse.

So sehen wir also, daß nicht nur die Oberflächenspannung von Flüssigkeiten, sondern auch ein Druck festerer Randschichten zur Erklärung von Plasmabewegungen herbeigezogen wird. Daß beide Annahmen zurzeit nicht ausreichen, um die Vorgänge auch an Amöben voll zu verstehen, ist sicher. Unentschieden wollen wir dabei lassen, ob — wie BIEDERMANN[19]) ausführt — zwar ein prinzipielles physikalisches Verständnis dieser Erscheinungen erzielt sei und die Mängel nur auf unserer Unkenntnis der chemischen Vorgänge beruhen, die eine Aenderung der Plasmaoberfläche bewirken, oder ob auch noch in physikalischer Hinsicht Lücken existieren.

2. Abhängigkeit der Lokomotion von äußeren Bedingungen.

Wie die Wachstumserscheinungen, so hängen auch die lokomotorischen Bewegungen vielfach von der Außenwelt ab[18]). Eine Anzahl von äußeren Faktoren sind die notwendigen Bedingungen, ohne welche Lokomotion nicht zustande kommen kann. Dieselben oder andere Faktoren beeinflussen ferner die Richtung der Bewegung.

Unter den Bedingungen der Bewegung steht das Vorhandensein einer gewissen Menge von Wasser obenan. Ganz selbstverständlich ist es, daß Wasser vielfach schon als Medium, in dem die Bewegung erfolgt, nötig ist; außerdem muß aber auch das Protoplasma einen bestimmten Gehalt an Imbibitionswasser aufweisen, und zwar sowohl das strömende Plasma wie das „schwingende" der Cilien. Durch Plasmolyse kommt freilich eine Rotations- oder Zirkulationsbewegung zunächst wenigstens nicht zum Stillstand, und man erkennt an solchen plasmolysierten Zellen mit besonderer Deutlichkeit das Ruhen der peripheren Massen. Auch die Geißelschwingung dauert an plasmolysierten Bakterien noch fort; nimmt man aber 5—10-proz. Salpeterlösungen zur Plasmolyse, so tritt Starre ein, die man mit A. FISCHER[21]) als „Trockenstarre" bezeichnen kann, und die nach Wasserzusatz wieder verschwindet. Aehnliche Starrezustände der Geißeln hat FISCHER auch durch Einwirkung bestimmter Stoffe,

20) PFEFFER 1890 Abh. Kgl. Ges. Wiss. Leipzig **16** 185.
21) A. FISCHER 1894 Jahrb. wiss. Bot. **27** 1.

z. B. durch Säuren, ferner bei Mangel an Nährstoffen beobachtet, und wie nicht anders zu erwarten, wirken Narkotika (z. B. Aether) in der gleichen Weise. Auch für die Plasmabewegung liegen entsprechende Beobachtungen vor: Sistierung durch Narkotika, durch verdünntes Ammoniak etc.

Unter allen stofflichen Einwirkungen ist die des Sauerstoffes vielleicht am interessantesten. In vielen Fällen ist derselbe zur Erzielung der Bewegungsfähigkeit absolut unentbehrlich, doch trifft das nur für aërobiontische Organismen zu. Ausgesprochene Anaërobionten stellen schon bei Gegenwart kleinster Spuren von Sauerstoff ihre Bewegungen ein, während bei fakultativen Anaërobionten die Bewegungen in ganz verschiedenem Grade durch eine Sauerstoffentziehung betroffen werden. Und dabei besteht durchaus kein notwendiger Zusammenhang zwischen der Beeinflussung des Wachstums und derjenigen der Bewegung. Gewisse fakultativ anaërobe Bakterien wachsen nach Ritter[22]) ohne Sauerstoff sehr gut, sie bilden auch Geißeln aus, aber deren Bewegung ist an Zutritt von Sauerstoff gebunden. Andere fakultativ Anaërobe bewegen sich wenigstens eine Zeitlang ohne Sauerstoff, und bei guter Ernährung dauert ihre Beweglichkeit sehr viel länger als ohne solche. Zweifellos wird die Energie, die zur Bewegung nötig ist, durch intramolekulare Atmung erworben, und dementsprechend ist die Gegenwart von Zucker zu ihrer Unterhaltung nötig. Nach Celakowsky[23]) dauerte die Bewegung bei Pelomyxa 72 Stunden, bei Oscillarien 24 Stunden, die Plasmaströmung bei Chara 18 Stunden, bei Elodea 1—4 Stunden im sauerstoffreien Raum, während z. B. die Plasmabewegung in den Staubfadenhaaren von Tradescantia momentan nach O-Entziehung zum Stillstand kommt. Daß aber selbst nahverwandte Organismen sich in dieser Hinsicht recht verschieden verhalten, zeigen die Erfahrungen Kühnes[24]) an mehreren Characeen, von denen einige nur stundenlang, andere wochenlang durch intramolekulare Atmung ihre Plasmaströmung unterhielten[18]). Einige wenige Organismen, z. B. die von Ewart[25]) untersuchten farbstoffbildenden Bakterien, haben die besondere Eigentümlichkeit, Sauerstoff locker zu binden und von dieser Sauerstoffreserve im O-freien Raum Gebrauch zu machen. Ob etwa Thiothrix hier anzuschließen ist[26]), erscheint fraglich. — Da die Abhängigkeit der Bewegung vom Sauerstoff demnach eine so verschiedene ist, so hat es kein besonderes Interesse, für einzelne Organismen die Grenzen der Sauerstoffpartiärpressung festzustellen, welche eine Bewegung erlauben; es leuchtet ohne weiteres ein, daß für jeden ein bestimmtes Minimum[27]), Maximum und Optimum existieren muß.

Sehr auffallend ist der Einfluß der Temperatur, und gerade über diesen liegt eine große Anzahl von Untersuchungen vor. Insbesondere ist die Geschwindigkeit des Rotationsstromes bei verschiedenen Temperaturen genau gemessen worden. Die nachfolgende Tabelle bringt hierüber Angaben auf Grund der Beobachtungen von

22) Ritter 1899 Flora **86** 329.
23) Celakowsky 1898 Bull. de l'Acad. d. sc. de Bohème.
24) Kühne 1898 Zeitschr. f. Biol. **36** 425.
25) Ewart 1897 Journ. of the Linn. Soc. Botany **33** 123.
26) Wille 1902 Biol. Cbl. **22** 257.
27) Clark 1888 Ber. Bot. Ges. **6** 277.

Velten an den Blättern von Vallisneria [nach der Umrechnung von Schaefer[28])]; sie gibt die Geschwindigkeit an, d. h. den in der Zeiteinheit (1 Sek.) zurückgelegten Weg in Hundertstelmillimetern:

1°	5°	10°	15°	20°	25°	30°	31°	32°	33°	34°	35°
0,02	0,06	0,12	0,20	0,26	0,32	0,42	0,43	0,40	0,30	0,17	0,11

Man sieht sehr deutlich, wie die Geschwindigkeit anfangs schnell, dann langsam bis zum Optimum von 31° zunimmt, um dann sehr rasch wieder zu sinken; oberhalb 35° tritt Starre ein. Innerhalb bestimmter Temperaturen, etwa zwischen 5° bis etwa 30°, folgt die Zunahme dem van t' Hoffschen Gesetz[29]), d. h. bei Zunahme der Temperatur um 10° verdoppelt bis verdreifacht sich die Geschwindigkeit. Nicht immer liegt, wie hier, das Minimum etwa bei 0°; bei vielen Landpflanzen hat es offenbar eine beträchtlich höhere Lage. Ebenso sind auch verschiedentlich höhere Optima und Maxima angetroffen worden, letztere z. B. zwischen 40° und 50° und mehr[30]). Hier gilt also ähnliches wie beim Wachstum, und deshalb hätte die Anführung von weiteren Details kein Interesse. Auch bei den Schwärmsporen hat man entsprechende Resultate erhalten.

Licht kann manchmal für die Bewegung insofern unentbehrlich sein, als es diese erst auslöst. Das hat zuerst Engelmann bei Purpurbakterien festgestellt; später ist es auch bei vielen Flagellaten und Schwärmern beobachtet worden. So ist es aber nicht allgemein; vielmehr gibt es neben Organismen, die sich ganz indifferent verhalten, auch solche, bei denen die beweglichen Zustände gerade durch Beleuchtung zur Ruhe gebracht werden[31]).

Auch Protoplasmaströmung kann durch intensive Belichtung mit allen sichtbaren und auch ultraroten und ultravioletten Strahlen hervorgerufen werden[32]), wobei den langwelligen Strahlen maximale Wirkung zukommt. Zu starkes Licht kann aber selbstverständlich ebenso die Geißeltätigkeit wie die Plasmaströmung schädigen.

Merkwürdig sind die Erfolge einer Kombination der Belichtung mit gewissen stofflichen Einwirkungen. So kommt z. B. im Dunkeln die Plasmaströmung sofort zum Stillstand, wenn Aether, Chloralhydrat oder Chloroform, ferner wenn Kohlensäure oder nichtflüchtige organische und anorganische Säuren und Salze zugegen sind. Am Licht dagegen dauert die Bewegung bei Gegenwart derselben Stoffe fort[33]).

Daß giftige Stoffe in größerer Verdünnung eine Plasmaströmung begünstigen oder auch erst hervorrufen können, ist seit langem bekannt[34]). So wird bei Elodea durch verdünnte Schwefelsäure eine Plasmaströmung hervorgerufen. Man darf wohl annehmen, daß die Induktion von Protoplasmaströmung durch Verwundung[35]), die

28) Schaefer 1898 Flora **85** 135.
29) Kanitz 1909 Zeitschr. f. physikal. Chem. **70** 198.
30) Hauptfleisch 1892 Jahrb. wiss. Bot. **24** 173.
31) Bolte 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 287.
32) Nothmann 1915 Ber. Bot. Ges. **33** 301.
33) Josing 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 197. Schuster 1913 „Ueber d. Einfluß d. Sauerstoffpressung auf d. Protoplasmaströmung". Diss.
34) Lakon 1914 Ber. Bot. Ges. **32** 42. Seifriz 1922 New Phytologist **21** 107
35) Keller 1890 Ueber Protoplasmaströmung. Diss. Zürich. Kretschmar 1903 Jahrb. wiss. Bot. **39** 273.

sehr verbreitet ist, vielleicht auch als eine Giftwirkung betrachtet werden kann, ausgehend von den „Wundhormonen“, die wir früher schon kennen gelernt haben. In anderen Fällen wird durch Verwundung nur eine schon bestehende Plasmabewegung verstärkt. Ebenso sicher aber ist für viele Objekte im völlig intakten Zustand eine Bewegung nachgewiesen[30]).

Biologische Bedeutung der Lokomotion. Daß diese Strömung die gleichmäßige Verteilung der Stoffe in der Zelle ungemein fördert, und zwar sehr viel schneller als einfache Diffusion, und daß sie demnach die Stoffbewegung in der Pflanze sehr erleichtert, darauf hat namentlich de Vries[36]) hingewiesen. Ob auch die auf Verwundung eintretende oder vermehrte Strömung als eine zweckmäßige Reaktion zu betrachten ist, müssen wir dahingestellt sein lassen. Der Nutzen der Lokomotion freibeweglicher Organismen ist in die Augen springend; wie die festgewachsenen Pflanzen durch Krümmung, so suchen die freibeweglichen durch Ortsveränderung Schädigungen zu entfliehen und die Bedingungen guten Gedeihens zu erlangen. Sie erreichen vielfach ihr Ziel vollkommener als die höheren Pflanzen, und sie lassen sich gerade wie diese in ihren Richtungsbewegungen durch die äußeren Faktoren leiten. Die amöboid beweglichen Protoplasten sind zugleich imstande, feste Körper aufzunehmen, die sie umfließen; die Bewegung wird also bei ihnen auch zur Nahrungsaufnahme verwertet.

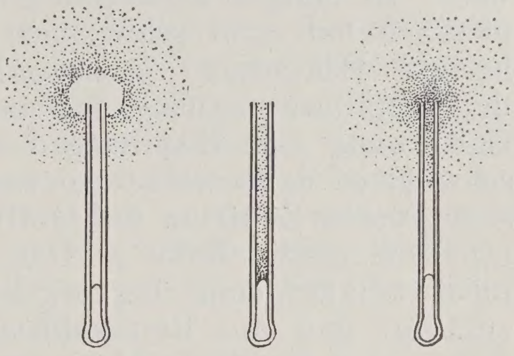
3. Richtungsbewegungen.

Bei Betrachtung der lokomotorischen Richtungsbewegungen wollen wir uns zunächst ausschließlich an freilebende Organismen (Flagellaten, Bakterien, Myxomyceten, Schwärmsporen, Gameten) halten und erst später auf das in der Zelle eingeschlossene Protoplasma eingehen. So wie die Richtungsbewegungen festgewachsener Pflanzen mit dem gemeinsamen Ausdruck „Tropismus“ bezeichnet werden, so hat man „Taxis“ für die lokomotorischen Richtungsbewegungen eingeführt und spricht deshalb, je nachdem die Richtung durch die Schwere, das Licht, chemische Einflüsse etc. bestimmt wird, von Geo-, Photo-, Chemotaxis etc. Unter diesen verschiedenen Erscheinungen ist zweifellos zurzeit die Chemotaxis am genauesten studiert, und deshalb werden wir am besten tun, mit ihr zu beginnen.

Chemotaxis. Einen speziellen Fall von Chemotaxis, nämlich die Aërotaxis, kennen wir schon lange, und wir haben uns des richtenden Einflusses kleiner Sauerstoffmengen auf bewegliche Bakterien in Bd. I bedient, um die Sauerstoffabgabe bei der Kohlensäureassimilation der grünen Pflanze nachzuweisen. So wie auf Sauerstoff, so reagieren die beweglichen Bakterien noch auf viele andere Stoffe, von denen sie, wie wir im allgemeinen sagen können, eine optimale Konzentration aufsuchen, eine zu hohe oder zu tiefe Konzentration fliehen. Demnach sind diese chemotaktischen Bewegungen offenbar zweckmäßig, da sie den Organismus in optimale Lebensbedingungen bringen, doch fehlt es auch nicht an Beispielen sichtlich unzweckmäßiger Reaktion, die freilich auf Stoffe erfolgt, die dem Organismus

36) de Vries 1885 Bot. Ztg. 43 1. Bierberg 1907 Diss. Jena.

in der Natur nicht begegnen, an die er sich also auch nicht anpassen konnte. Einen solchen Fall hat z. B. ROTHERT[37]) bei zwei Bakterien beobachtet, die in auffallender Weise von Aether angelockt werden, der ihnen ja nur schädlich sein kann; und LIDFORSS[38]) hat gezeigt, daß ein Thiospirillum auf eine große Menge von organischen Verbindungen (Alkohole, Ketone, Aether, Chloroform, Säuren) chemotaktisch reagiert, obwohl diese kaum anders als schädlich wirken können. Viel häufiger ist der von PFEFFER hervorgehobene Fall, daß taktische Organismen die Gegenwart gewisser Gifte, wie Sublimat oder Strychninnitrat, nicht bemerken, während sie sich vor den schädlichen Einflüssen der Säuren, Alkalien etc. durch die Flucht zu bewahren wissen. Nach METZNER[39]) wirkt das mäßig giftige Bleinitrat auf gewisse Spirillen intensiv repulsiv, während stark giftige Stoffe wie Kupfersulfat, Monobromnaphthalin keine Reaktion geben. Durch solche Ausnahmen wird natürlich die biologische Bedeutung der Chemotaxis nicht in Frage gestellt, doch dürfen wir nicht glauben, daß dieselbe stets nur in der Erreichung optimaler Lebensbedingungen zu suchen sei. In der Tat hat die Chemotaxis bei geschlechtlich differenzierten niederen Organismen, sowie bei Sexualzellen höherer Pflanzen eine viel speziellere Bedeutung als die Gewinnung günstiger Lebensbedingungen. Die Eizelle oder ihre Umgebung scheidet gewisse Stoffe aus, von denen die Spermatozoiden angelockt werden; dadurch wird die Befruchtung gesichert. Daß die Spermatozoiden durch stoffliche Einwirkungen der Eizellen angelockt werden, hatte man schon lange vermutet, exakt bewiesen aber hat es erst PFEFFER[40]), der zugleich feststellte, welchen Stoffen solche Wirkung zukommt.



C *B* *A*

Fig. 152. Chemotaxis von Bakterien nach PFEFFER (Physiologie II Fig. 84). In der Kapillare *A* ist 1-proz. Fleischextrakt; die Bakterien sammeln sich in wenigen Minuten an der Oeffnung. *B* enthält eine Luftblase, die gleichfalls zu positiv chemotaktischer Reaktion führt. *C* enthält angesäuerten Fleischextrakt; die repulsive Wirkung der Säure bewirkt eine Bakterienanhäufung in einem gewissen Abstand von der Oeffnung der Kapillare.

Bakterien. Um Chemotaxis nachzuweisen, werden empfindliche Bakterien zunächst auf den Objektträger in Wasser oder in verdünnte Nährlösung gebracht. Handelt es sich dann um die Untersuchung der Einwirkung des Sauerstoffs, so wird dieser nach Bedeckung des Präparates mit einem Deckglase einmal vom Rand her in das Präparat hineindiffundieren, oder er wird von einigen zufällig oder absichtlich unter dem Deckglas angebrachten Luftblasen aus in die Flüssigkeit eindringen. In Wasser gelöste Stoffe aber wird man nach PFEFFERS[40]) Vorgang am besten in enge Kapillaren füllen und einseitig dem Präparat zuführen. Sie werden in einer Länge von etwa 1 cm und 0,1 mm Durchmesser verwendet, am einen Ende zu-

37) ROTHERT 1901 Flora **88** 382.
38) LIDFORSS 1912 Ber. Bot. Ges. **30** 262.
39) METZNER 1920 Jahrb. wiss. Bot. **59** 325.
40) PFEFFER 1884 Unters. Tübingen **1** 363.

geschmolzen, unter der Luftpumpe mit dem Chemotaktikum gefüllt und nach oberflächlicher Abspülung mit Wasser zum Versuch verwendet, indem man sie unter das Deckglas oder in ein offenes Präparat einschiebt. Ist die Lösung chemotaktisch wirksam, so bemerkt man meist schon in außerordentlich kurzer Zeit (in einigen Minuten) eine Ansammlung der Bakterien in der Kapillare oder vor ihrem Mund (Fig. 152) Es sieht zunächst so aus, als ob die Bakterien von der Lösung angezogen würden. Beobachtet man aber das Verhalten langsam beweglicher und großer Bakterien (z. B. Bacillus Solmsii) genauer, so bemerkt man, daß von einer „Anziehung" nicht die Rede ist. Die Bakterien bewegen sich im großen und ganzen geradlinig ohne jede Beziehung zur Kapillare [vgl. Rothert[37])]. Auch zeigen sie, wenn sie zufällig in die Nähe des Kapillarenmundes gelangen, zunächst keinerlei Beeinflussung durch den Kapillareninhalt; sie gehen ohne jede Richtungsänderung vorüber. In einiger Entfernung vom Kapillarenmund aber machen sie plötzlich halt und schwimmen dann rückwärts, d. h. mit dem bisherigen Hinterende voraus. Wiederum gehen sie unbeeinflußt an der Kapillare vorüber und machen dann ungefähr in der gleichen Entfernung vom Kapillarende wie das erste Mal abermals halt und schwimmen dann wieder vorwärts. Sie sind also in einer bestimmten Zone, deren Zentrum die Oeffnung der Kapillare darstellt, gefangen („physiologische Falle"). Das Eindringen in diese Zone, das kann nicht scharf genug hervorgehoben werden, erfolgt zweifellos ganz zufällig, und die Reizreaktion, die im Zurückschwimmen besteht, wird nur beim Uebergang in niedrigere Konzentrationen ausgelöst; der Uebergang in konzentriertere Zonen führt wenigstens in den Versuchen, die wir jetzt im Auge haben, nicht zu einem Zurückschwimmen. Aller Wahrscheinlichkeit nach besteht der Reizanlaß für das Zurückprallen nicht etwa darin, daß das eine Ende des Bakteriums in eine niedrigere Konzentration gelangt als das andere Ende[41]), sondern darin, daß der ganze Bakterienleib von geringerer Konzentration getroffen wird als kurze Zeit zuvor. Mit anderen Worten, es handelt sich nicht um örtliche, sondern — wie bei den Nastien — um zeitliche Konzentrationsdifferenzen. Dann müßten aber auch homogene Lösungen den Reiz hervorbringen können; ein Bakterium müßte rückwärts schwimmen, wenn man es in eine homogene, aber verdünntere Lösung des gleichen Stoffes bringt, in dem es bisher gelebt hat. Bei Infusorien hat Jennings[42]) einen derartigen Versuch mit bestem Erfolg ausgeführt; bei Bakterien aber stellten sich ihm (schon weil man die beiden Enden einer Zelle nicht unterscheiden kann) ganz unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen.

Rothert[37]), der zuerst bei chemotaktischen Reizbewegungen das Verhalten der Organismen näher studiert hat, sprach von apobatischer Reaktion, d. h. eben Rückwärtsschwimmen, und unterschied diese Reaktionsweise von der bei anderen Taxien angegebenen strophischen Reaktion, d. h. der Einstellung der Längsachse

41) So regelmäßig kann im Diffusionsfeld die Verteilung der Stoffe gar nicht sein, vor allem wenn Organismen in ihm sich bewegen und so auf Mischung hinarbeiten.

12) Jennings 1910 Das Verhalten der niederen Organismen. Deutsch von Mangold. Leipzig.

des Körpers in eine andere Richtung. PFEFFER[43]) hat dafür die Bezeichnung phobische und topische Taxis eingeführt und dabei besonders betont, daß nicht nur die Reaktion, sondern schon der Reizanlaß ein ganz verschiedener ist. Phobische Taxis tritt auf nach Uebergangsreizen, durch zeitliche Veränderung der Reizintensität, topische dagegen durch örtliche Differenzen der Reizintensität am Körper des Organismus.

Die bisher betrachtete phobische Reaktion nennt man eine positive, weil sie zu einer Ansammlung in der Nähe des Reizzentrums führt. Es gibt aber auch negative phobische Reaktionen, bei denen der Organismus von dem chemotaktisch wirksamen Stoff sich zurückzieht und sich dementsprechend in einiger Entfernung von der Kapillare hält (Fig. 152 *C*). Sie sind in vielen Fällen einfach durch eine zu hohe Konzentration des Reizmittels bedingt; es kann also ein und derselbe Stoff je nach seiner Konzentration positiv oder negativ wirken. Es gibt aber auch Stoffe, die, wenn sie überhaupt wirken, stets nur die negative Reaktion herbeiführen. Bei negativer Chemotaxis findet ebenfalls ein Rückwärtsschwimmen statt, diesmal aber bei einer Zunahme der Konzentration. Bei solchen Organismen, die wie manche Bakterien bipolar begeißelt sind, erfolgt nach Reiz einfaches dauerndes Rückwärtsschwimmen. Unipolar begeißelte dagegen prallen auf einen Reiz hin zurück, nehmen aber dann nach kurzer Zeit wieder, meist mit veränderter Richtung, die Vorwärtsbewegung auf. Das Zurückprallen bei ihnen hat man als „Schreckbewegung“ bezeichnet.

Unter den Reizstoffen nennen wir zunächst den Sauerstoff, der auf viele, aber durchaus nicht auf alle beweglichen Bakterien chemotaktisch wirkt. Dieser Chemotaxis hat man einen besonderen Namen gegeben: Aërotaxis. Sehr häufig wird eine bestimmte Konzentration des Sauerstoffs aufgesucht, eine zu hohe ebenso geflohen wie eine zu niedrige. Im mikroskopischen Präparat, das vom Deckglas bedeckt ist, tritt also eine Ansammlung in einer Zone auf, die bei stark O-bedürftigen Formen dicht am Rande liegt, bei O-feindlichen ganz in der Mitte. Viele Bakterien suchen sich aber, obwohl ihnen Sauerstoff unentbehrlich ist, doch mittlere Spannungen auf; das gilt z. B. für manche Schwefelbakterien, wie Beggiatoa. Reaktionen auf andere Gase sind bei den Bakterien kaum bekannt. Ein rotes Schwefelbakterium sucht chemotaktisch Schwefelwasserstoff auf, den es ja notwendig braucht. Wieweit diese Sensibilität unter den Schwefelbakterien verbreitet ist, läßt sich nicht sagen.

Die Einwirkung fester, in Wasser gelöster Körper auf Fäulnisbakterien (Bacterium termo, Spirillum undula und andere Spirillen, sowie Bacillus subtilis) hat PFEFFER[44]) studiert. Er fand, daß die empfindlichsten Formen (z. B. Bacterium termo) auf zahlreiche Stoffe reagieren; von anorganischen Substanzen auf alle geprüften neutralen Salze der Alkalien und Erdalkalien, von organischen auf Traubenzucker, Milchzucker, Dextrin, Mannit, Harnstoff, Asparagin, Kreatin, Taurin, Sarcin, Carnin, Pepton, neutralen Fleischextrakt, salizylsaures Natrium, salzsaures Morphium u. a. Die beiden letztgenannten Stoffe sind ausgesprochene Gifte für die Bakterien, die

43) PFEFFER 1904 Physiologie **2**.
44) PFEFFER 1888 Unters. Tübingen **2** 582.

somit nach der chemotaktischen Anlockung zugrunde gehen. Aehnliches gilt auch für Aether, der, wie erwähnt, gewisse Bakterien wenigstens in schwachen Dosen anlockt, während er freilich in höheren Konzentrationen abstoßend wirkt. Immer repulsiv wirkt Alkohol, sowie freie Säuren (Fig. 152 *C*) und freie Alkalien. Nicht repulsiv wirken von schweren Giften Sublimat und Strychninnitrat. Auf der anderen Seite gibt es auch gute Nährstoffe wie das Glyzerin, die dennoch keinerlei chemotaktische Wirkung ergeben. Trotz solcher einzelner Ausnahmen wird man im allgemeinen, wie schon eingangs erwähnt, die Chemotaxis als eine nützliche Eigenschaft beweglicher Organismen betrachten dürfen.

Bei Bacterium termo, für das die eben genannten Chemotaktika in erster Linie gelten, kommt es nur selten vor, daß diese Stoffe in höherer Konzentration eine repulsive Wirkung aufweisen, so z. B. bei Monokaliumphosphat und Kaliumkarbonat. Dagegen tritt eine solche repulsive Wirkung bei Spirillum undula fast bei allen Stoffen hervor.

Die von Kniep[45]) studierten Fäulnisbakterien, z. B. der Bacillus Z, zeigen eine ganz andere chemotaktische Reizbarkeit als die Pfefferschen Bakterien. Sie reagieren positiv auf Fleischextrakt, Asparagin, Ammonium- und Kalziumionen, sie werden aber von Dextrin, Harnstoff, sowie den Ionen des Na, K, Ba, Mg gar nicht beeinflußt.

Bei den Bakterien, die auf zahlreiche Substanzen chemotaktisch reagieren, bemerkt man eine verschiedene Empfindlichkeit für die einzelnen Stoffe. Diese findet ihren Ausdruck darin, daß von manchen Stoffen eine recht geringe Konzentration schon chemotaktisch wirkt, während von anderen hohe Konzentrationen nötig sind. Unter Umständen können zwei chemisch sich sehr nahestehende Substanzen, sogar Stereoisomere, eine ganz verschiedene Reizwirkung aufweisen[46]). Die minimale, eben noch Ansammlung bewirkende Konzentration wird „Reizschwelle" genannt. Für Bacterium termo hat Pfeffer[44]) folgende Reizschwellen bestimmt:

Pepton, Fleischextrakt, Dextrin	0,001	Proz.
Trikaliumphosphat	0,0018	"
Asparagin	0,01	"
Kaliumchlorat, Harnstoff	0,1	"
Kreatin	1,0	"
Traubenzucker mehr als	1,0	"

Nach späteren Erfahrungen an anderen chemotaktischen Organismen[52]) wird es wahrscheinlich, daß die Reizschwellen bei diesen Bakterien viel niedriger liegen dürften. Deshalb müssen hier neue Untersuchungen ausgeführt werden.

Auch die stets repulsiv wirkenden Stoffe haben einen Schwellenwert. Dieser wurde von Pfeffer[44]) in der Weise bestimmt, daß die Anziehung eines positiven Chemotaktikums durch Zusatz eines negativen gerade aufgehoben wurde. So ließ sich zeigen, daß die anlockende Wirkung von 0,191 Proz. KCl durch 0,1 Proz. Zitronensäure oder durch 4,177 Proz. Kaliumkarbonat fast überwunden wird. Sehr viel höher liegt die Schwelle für die in niedriger Konzentration positiv wirkenden Stoffe; bei manchen fehlt sie ganz: Bacterium

45) Kniep 1906 Jahrb. wiss. Bot. 43 215.
46) Pringsheim 1916 Naturw. Umschau (Chemiker Ztg. No. 66).

termo schwärmt noch in 20 Proz. KCl, 20 Proz. NaCl und 40 Proz. $CaCl_2$ ein. Natürlich geht es dann zugrunde.

Wenn auch zur Herstellung einer chemotaktischen Ansammlung durchaus eine *ungleiche* Verteilung des Chemotaktikums, ein Diffusionsgefälle notwendig ist, so darf man doch nicht glauben, daß die homogene Verteilung des Reizstoffes ohne Einfluß auf den Organismus sei. Jede homogene Lösung des Reizmittels setzt nämlich die Empfindlichkeit des Organismus für einseitige Reizung durch das gleiche Agens herab, d. h. sie erhöht die Reizschwelle, und zwar in durchaus gesetzmäßiger Weise. Wird z. B. Bacterium termo, das sich in Wasser befindet, einseitig durch Fleischextrakt gereizt, so liegt, wie wir gesehen haben, die Reizschwelle bei 0,001 Proz. Wenn aber als Kulturflüssigkeit statt Wasser Fleischextrakt in steigenden Konzentrationen verwendet wird, so muß die Konzentration des chemotaktisch wirkenden Fleischextraktes stets etwa 5mal so stark sein, wie die der Kulturflüssigkeit[40]), der allseitige Reiz *stumpft also* gegen den einseitigen ab.

Es liegt somit die Reizschwelle	in Fleischextrakt	von	0,01	bei	0,05	Proz.
	„ „	„	0,1	„	0,5	„
	„ „	„	1,0	„	5,0	„

Es muß also der *Reizzuwachs*, der durch die einseitig wirkende Lösung gegeben wird, stets im *gleichen Verhältnis* zu der schon bestehenden Reizung stehen. Ganz die gleiche Gesetzmäßigkeit ist auch bei Reizerfolgen tierischer Organismen gefunden worden (Webersches Gesetz), z. B. bei unserer Gewichtswahrnehmung. Ein Gewicht von 1 g muß um $^1/_3$ g, ein Gewicht von 10 g um $^{10}/_3$ g vermehrt werden, damit wir einen Unterschied wahrnehmen. Im Gegensatz zu der einfachen Schwellenbestimmung handelt es sich hier um die Feststellung einer *Unterschiedsschwelle*.

Es ist klar, daß das Webersche Gesetz nur eine beschränkte Gültigkeit haben kann; es dürfte weder bei ganz hohen noch bei ganz niedrigen Konzentrationen zutreffen. Trotz dieser Beschränkung hat das Webersche Gesetz eine große Bedeutung für das Studium der chemotaktischen Empfindlichkeit gewonnen, weil es gestattet, die Frage zu beantworten, ob die Reaktionsfähigkeit der Bakterien auf so ganz verschiedene Stoffe auf einer *einzigen* oder auf mehreren *Sensibilitäten* beruht, mit anderen Worten, ob die Bakterien deshalb von so verschiedenen Stoffen gereizt werden, weil diese nicht unterschieden werden, oder ob es anders ist.

Schon auf Grund von *Ueberlegungen* hat man *verschiedene* Sensibilitäten angenommen, z. B. eine andere für die Aërotaxis als für die Chemotaxis im engeren Sinn. Daß aber auch die Chemotaxis auf verschiedenen Sensibilitäten beruhen kann, hat zuerst Rothert[47]) für einen Amylobacter gezeigt, der sowohl auf Fleischextrakt wie auf Aether reagiert. Erfolgt die Reaktion deshalb auf diese beiden Stoffe, weil sie der Organismus nicht unterscheiden kann, so müßte die Abstumpfung der Empfindlichkeit, die man durch homogene Lösungen erzielen kann, sich ebensogut mit Fleischextrakt wie mit Aether erzielen lassen, wenn z. B. mit Fleischextrakt einseitig gereizt wird. Tatsächlich ergab sich aber, daß die Empfindlichkeit für Fleischextrakt durch homogenen Aether in keiner

47) Rothert 1903 Jahrb. wiss. Bot. 39 1.

Weise herabgesetzt wird [Kritische Bemerkungen bei KNIEP[45]]. Es müssen also zwei getrennte Sensibilitäten für diese beiden Stoffe vorhanden sein.

In entsprechender Weise hat KNIEP gezeigt, daß sein Bazillus Z, der auf Asparagin, Phosphate und Ammonsalze reagiert, drei getrennte Sensibilitäten für diese Stoffgruppen besitzt, daß aber z. B. seine Reaktion auf NH_4Cl und NH_4NO_3 auf dem gleichen Reizvorgang beruht. Zugleich konnte KNIEP nachweisen, daß die Sensibilität für Asparagin von der sauren oder alkalischen Reaktion des Nährbodens ganz unabhängig ist, während die Empfindlichkeit für Phosphate durch H-Ionen, die für Ammoniumsalze durch OH-Ionen geweckt wird. Auch diese verschiedene Beeinflußbarkeit der Sensibilitäten spricht für ihre Selbständigkeit. Wie PRINGSHEIM[48]) hervorgehoben hat, gibt es noch einen dritten Weg zur Untersuchung der Verschiedenartigkeit der Sensibilitäten. Bei verschiedener Sensibilität dürfen sich Stoffe, die in unterschwelliger Konzentration dargeboten werden, in ihrer Wirkung nicht addieren lassen; dagegen kann ein Stoffgemisch, dessen Komponenten einzeln den Schwellenwert nicht erreichen, reizend wirken, wenn der Organismus diese Komponenten nicht zu unterscheiden vermag.

Wenn eben gesagt wurde, daß bestimmte Einwirkungen gewisse Sensibilitäten abstumpfen oder gar ganz auslöschen, so muß auch erwähnt werden, daß Chloroform und Aether — entsprechend ihrer Wirkung auf unser Nervensystem — alle Sensibilitäten vernichten oder temporär hemmen können, bei geeigneter Dosierung aber die Beweglichkeit unverändert lassen.

Myxomyceten. Auch bei manchen Flagellaten[49]), ferner bei den Schwärmsporen der Chytridien[50]) und Saprolegien[51]), endlich bei den beweglichen Cyanophyceen[51a]) ist Chemotaxis nachgewiesen. Wir gehen auf diese nicht ein und betrachten von vegetativen Zuständen nur noch die Myxomyceten. Die Schwärmsporen der Myxomyceten[52]) besitzen eine ausgezeichnete chemotaktische Sensibilität für Säuren und Alkalien. Erstere bewirken in schwacher Konzentration positive, in starker negative Reaktion, letztere haben, wenn überhaupt, nur eine negative Reaktion zur Folge. Daß die positive Chemotaxis durch Säuren eine Wirkung der H-Ionen ist, ergibt sich schon daraus, daß alle Säuren wirksam sind, vor allem aber daraus, daß die Wirkung direkt proportional dem Gehalt an H-Ionen steigt. Dementsprechend liegt die Reizschwelle für Schwefelsäure bei $^1/_{20\,000}$, für Salzsäure bei $^1/_{10\,000}$, für Weinsäure bei $^1/_{10\,000}$, Aepfelsäure bei $^1/_{5000}$ und Essigsäure bei $^1/_{1000}$ Mol. Zur Bestimmung der Reizschwelle hat sich KUSANO einer etwas anderen Methode bedient, als sie oben S. 440 für Bakterien geschildert wurde. — In höheren Konzentrationen, etwa von $^1/_{600}$ Mol. ab, haben die Säuren repulsive Wirkung, die indes nicht bei allen die gleiche Ursache hat, demnach auch nicht direkt proportional dem H-Gehalt geht. Bei schwachen

48) PRINGSHEIM 1912 Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin.
49) PFEEFR 1888 zit. in 44. FRANK 1904 Bot. Ztg. **62** 153.
50) FRITZ MÜLLER 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 421.
51) STANGE 1890 Bot. Ztg. **48** 107. ROTHERT 1901 Flora **88** 371. F. MÜLLER zit. in 50.
51a) FECHNER 1915 Zeitschr. f. Bot. **7** 289. SCHMID 1918 Flora N. F. **11** 327. HARDER 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 177.
52) KUSANO 1909 Journal Coll. Agric. Tokyo **2** 1.

Säuren sind die undissoziierten Moleküle die Ursache der Repulsion, bei starken aber die H-Ionen. Demnach kann eine gewisse Konzentration einer schwachen Säure durch die H-Ionen anlockend, durch die nicht ionisierten Moleküle abstoßend wirken. Durch solche antagonistische Wirkung der Komponenten einer Lösung erklären sich die oft beobachteten Ansammlungen der Schwärmsporen in Form von Ringen vor der Kapillare.

Die repulsive Wirkung der Alkalien beruht auf ihrem Gehalt an OH-Ionen; sie wirken noch in viel größerer Verdünnung als die H-Ionen. — Saure Salze wirken wie Säuren, basische wie Alkalien; von neutralen Salzen scheint keine Wirkung auszugehen, wenn es sich nicht um ausgesprochene Gifte handelt. Da die Myxomycetenschwärmer in saurem Substrat sich besser entwickeln als in alkalischem, so ist auch hier die chemotaktische Reizbarkeit in zweckmäßiger Weise entwickelt.

Die Reaktionsweise der Myxomycetenschwärmer ist ähnlich wie die der Bakterien. Sie machen beim Uebergang in eine weniger konvenierende Lösung halt, machen eine Wendung und schwimmen in der neuen Richtung gradlinig weiter. Führt sie diese Richtung zufällig direkt zum Zentrum der Diffusion hin, so erreichen sie das Ziel auf dem kürzesten Wege. In der Regel ist ihre Bahn indes eine sehr viel kompliziertere; erst nach vielen Stillständen und Drehungen erreichen sie die Kapillare; vgl. Fig. 153.

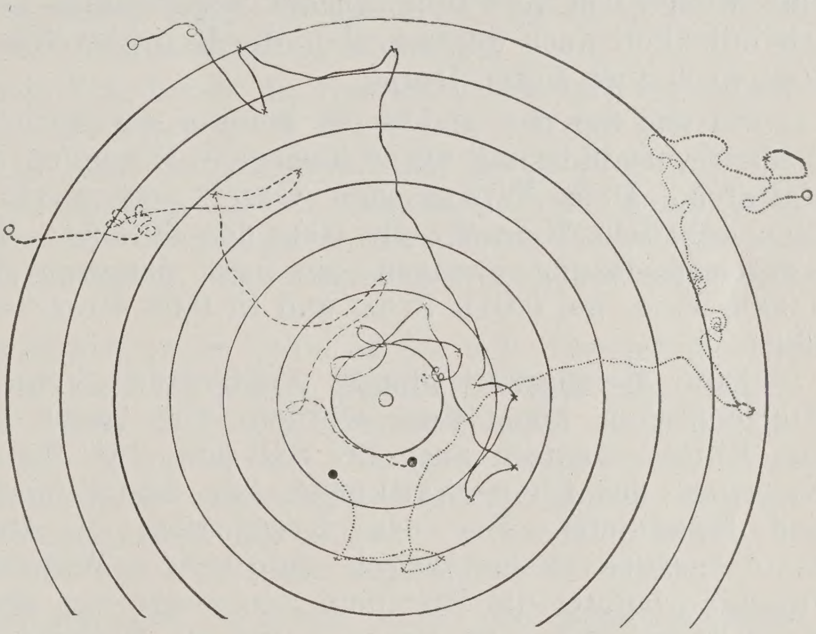


Fig. 153. In der Mitte das Diffusionszentrum einer $^1/_{20}$ mol. Aepfelsäure. Die Kreise sind Punkte gleicher Konzentration. Es ist der Weg eingezeichnet, den drei Schwärmer eines Myxomyceten zurücklegten. ○ Stellung des Schwärmers bei Beginn, ● am Ende der Beobachtung (6 bis 8 Minuten), ╳ Schreckbewegung. Nach Kusano.

Die Plasmodien der Myxomyceten unterscheiden sich von allen bisher behandelten Organismen dadurch, daß sie nicht schwimmen, sondern auf festem Substrat, in feuchter Luft kriechen. Daß ihnen chemotaktische Reizbarkeit zukommt, ist sehr wahrscheinlich, denn Stahl[53]) stellte Anziehung durch Loheextrakt, Abstoßung durch Zucker, Glyzerin, Kochsalz, Salpeter fest. Da zum Teil zweifellos hochkonzentrierte Lösungen verwendet wurden, so könnte es sich besonders bei der Abstoßung um Osmotaxis (S. 447) handeln.

Spermatozoen. Die Chemotaxis der Spermatozoen der Filicinen wurde zuerst von Pfeffer[54]) studiert, der feststellte, daß

53) Stahl 1884 Bot. Ztg. **42** 145.
54) Pfeffer 1884 Unters. Tübingen **1** 363.

sie auf Aepfelsäure reagieren. Wird einem Präparat, das reichlich frisch ausgetretene Spermatozoen in Wasser enthält, eine Kapillare mit 0,01—0,5 Aepfelsäure (die zweckmäßigerweise neutralisiert ist) zugeführt, so sieht man in der kürzesten Zeit die Spermatozoen in der Kapillare gefangen. Pfeffer fand einmal in einer halben Minute schon 60 Stück, nach 6 Minuten 600 Stück in der Kapillare. Die Reizschwelle liegt bei 0,001 Proz., doch ändert sich dieser Wert nicht unbeträchtlich mit dem Alter der Organismen oder mit äußeren Einflüssen, z. B. der Temperatur. Absolut genommen, handelt es sich dabei um winzige Stoffmengen. In einem bestimmten Fall befand sich in der Kapillare nicht mehr als 0,000 000 028 mg Aepfelsäure, und von dieser kann nur ein kleiner Bruchteil mit dem Körper des Spermatozoons in Berührung kommen. Am Körpergewicht des Spermatozoons gemessen, ist aber eine solche Menge schon recht beträchtlich; sie beträgt etwa den 14. Teil desselben. Wäre die Reizschwelle für Zuckerempfindung beim Menschen etwa in gleicher Proportion zum Körpergewicht entwickelt, so würde das heißen, daß wir erst eine Menge von 15 Pfund Zucker wahrnehmen können. Aller Wahrscheinlichkeit nach dürften aber die Reizschwellen der Farnspermatozoen noch viel tiefer liegen.

So wie bei den Bakterien können wir auch hier eine Empfindlichkeitsverminderung durch homogene Lösungen des Reizmittels konstatieren. Dem Weberschen Gesetz entsprechend muß hier die chemotaktische Reizschwelle stets den 30fachen Wert der homogenen Aepfelsäurelösung besitzen: es liegt demnach die Reizschwelle in 0,0005 Proz. bei 0,015 Proz. und in 0,05 Proz. bei 1,5 Proz. Aepfelsäure.

Eine Reizbarkeit durch Aepfelsäure konnte bei sehr vielen Pteridophyten konstatiert werden. Sie findet sich nicht nur bei den Filices, sondern auch bei Salvinia (für Marsilia fehlt noch der Nachweis des Chemotaktikums), bei den Equisetaceen, bei Isoetes und Selaginella. Bei den Lycopodien ist auffallenderweise die Zitronensäure chemotaktisch anlockend. Während man nun aber anfangs glaubte, die Pteridophyten reagierten derartig exklusiv auf Aepfelsäure, daß man sie geradezu als Reagentien auf diesen Stoff betrachten könne, haben spätere Untersuchungen von Bullfr und Shibata[55]) ergeben, daß die Farnspermatozoen tatsächlich auf zahlreiche Substanzen reagieren, deren Wirkung teils auf der gleichen Sensibilität beruht, wie die der Aepfelsäure, teils auf ganz anderer. Auf der gleichen Sensibilität beruht der chemotaktische Erfolg einiger organischer Säuren, die nahe Beziehungen zur Aepfelsäure haben. Es sind das zunächst einmal zwei stereoisomere Verbindungen, die Fumarsäure und die Maleinsäure. Sie unterscheiden sich durch die Anordnung der Karboxylgruppe, die bei der Fumarsäure in „Trans“-, bei der Maleinsäure in „Cis“-Stellung sich befindet. Während nun die Equisetaceen auf diese beiden Säuren gar nicht reagieren, spricht Isoetes nur auf die Fumarsäure, die Farne nur auf die Maleinsäure an. Und dieser Unterschied wiederholt sich bei einer Reihe von Verbindungen, die die gleiche Karboxylstellung aufweisen; so sind die Farne für Zitrakonsäure, Isoetes für Mesakonsäure

55) Buller 1900 Annals of Botany **14** 543. Shibata 1911 Jahrb. wiss. Bot. **49** 1.

empfindlich. Isoetes reagiert aber auch noch auf eine Anzahl von anderen Stoffen mit Transstellung, z. B. Isokampfersäure, Bernsteinsäure, d-Weinsäure, Traubensäure usw., während entsprechende Stoffe mit Cisstellung entweder nicht bekannt oder wirkungslos auf die Farne sind. Diese Tatsachen können im großen und ganzen durch die sterische Konfiguration der Moleküle erklärt werden, dagegen bleibt die Wirkung der Aepfelsäure auf beide Gruppen, die „fumarophilen" und die „maleinophilen", noch unerklärt. Und an die Aepfelsäure schließen sich noch Monobrombernsteinsäure und Mesoweinsäure an, die wahrscheinlich auf alle Pteridophyten wirken, denen eine Reizbarkeit für Aepfelsäure zukommt.

Nach gewissen Erfahrungen, z. B. daß man durch homogene Maleinsäurelösung die chemotaktische Wirkung der Aepfelsäure aufheben kann, wird man schließen (vgl. S. 441), daß alle diese Säuren die gleiche Sensibilität des Organismus treffen. Da nach den Erfahrungen Pfeffers ferner der Diäthylester der Aepfelsäure unwirksam ist, muß man weiter vermuten, daß nur das Aepfelsäureion selbst und die entsprechenden Ionen der anderen Säuren in Betracht kommen, nicht aber die undissoziierten Moleküle.

Außer dieser Sensibilität haben die Spermatozoen noch eine Empfindlichkeit für gewisse Metallionen (K, Rb, Ca, Sr), ferner für H- und OH-Ionen, für Alkaloide und andere organische Basen [Shibata [55])]. — Trotz aller dieser Erfahrungen ist es auch heute noch wahrscheinlich, daß in der Natur die Aepfelsäure bzw. deren Salze, die aus dem Archegonhals diffundieren, die Anlockung der Spermatozoiden besorgen.

Auch an Repulsionswirkungen fehlt es bei den Samenfäden der Farne nicht. Sie finden sich bei hohen Konzentrationen der Aepfelsäure, besonders wenn diese in freiem Zustand, nicht als neutrales Salz benutzt wird. Ob da etwa die H-Ionen verantwortlich zu machen sind, muß noch näher untersucht werden. Andere Stoffe: Säuren, Alkalien, Alkohol haben nie attraktive, sondern stets nur repulsive Wirkung, wenn sie sich nicht indifferent verhalten.

Nach der Darstellung von Pfeffer sollte die Reaktionsweise der Farnspermatozoen eine ganz andere sein als die der Bakterien und Myxomycetenschwärmer. Sie sollten sich durch eine Drehung ihres Körpers in die Richtung des Diffusionsgefälles einstellen, also „topisch" reagieren [56]). Nach den Untersuchungen von Hoyt [57]) reagieren aber auch die Farnspermatozoen phobisch. Es ist demnach zweifelhaft, ob es echte Chemo-„Topotaxis" überhaupt gibt. Bei genauerer Ueberlegung erscheint auch eine rein topische Reaktionsweise kaum denkbar; denn schon durch die lebhaften Bewegungen der Geißeln kann das Diffusionsgefälle nicht derartig genau erhalten bleiben, wie es die topische Reaktionsweise erfordern müßte.

Auch bei den Samenfäden der Moose kennt man Chemotaxis. Während die Laubmoose nach Pfeffer auf Rohrzucker reagieren, ist für Marchantia von Lidforss eine Reizwirkung durch Proteinstoffe, von Åkerman [58]) durch K, Rb, Cs nachgewiesen.

---

56) Rothert 1901 Flora **88** 371. Pfeffer 1904 Physiologie **2**. Leipzig.
57) Hoyt 1910 Bot. Gaz. **49** 340. Pringsheim 1912 Biol. Cbl. **32** 337.
58) Lidforss 1905 Jahrb. wiss. Bot. **41** 65. Åkerman 1910 Zeitschr. f. Bot. **2** 94.

Die Marchantiaspermatozoen zeigen auch Aërotaxis, die bei anderen Spermatozoen fehlt.

Die Reizaufnahme bei der Chemotaxis dürfte wohl allgemein an ein Eindringen des Chemotaktikums in das Protoplasma und chemische Einwirkungsmöglichkeit daselbst gebunden sein. Näheres ist aber nicht bekannt.

Osmotaxis. Nicht jede durch ungleiche Verteilung von Stoffen bedingte Reizbewegung darf man als eine chemotaktische bezeichnen. Wenn es sich zeigen läßt, daß die Bewegungen lediglich durch die Konzentration der Stoffe bedingt sind, also nur von der Zahl, nicht von der chemischen Beschaffenheit der Moleküle und Ionen abhängen, dann spricht man von Osmotaxis, während Chemotaxis dann vorliegt, wenn auch die chemische Konstitution des Reizmittels eine Rolle spielt, ohne daß deshalb seine Konzentration für den Erfolg gleichgültig wäre. Die Osmotaxis wird also durch die physikalischen, die Chemotaxis durch die chemischen Wirkungen der gelösten Stoffe bedingt.

Wenn wir vermuten dürfen, daß bei der echten Chemotaxis das Reizmittel gerade dadurch, daß es eindringt und mit dem Protoplasma reagiert, zur physiologischen Wirkung gelangt, so muß umgekehrt bei der Osmotaxis[59]) ein Nichteindringen des Reizmittels vorausgesetzt werden, denn nur so kann es eine Wasserentziehung bewirken, die wir wohl als Reizanlaß bei dieser Erscheinung ansprechen dürfen[60]). Wenn es gelänge nachzuweisen, daß bei einem bestimmten Organismus die Reizschwelle der heterogensten Substanzen bei gleicher molarer Konzentration läge, dann hätten wir einen ganz typischen Fall von Osmotaxis. Das ist aus mehreren Gründen nicht möglich. Erstens wird wohl stets Chemotaxis neben der Osmotaxis entwickelt sein, und dann können die chemotaktisch wirksamen Stoffe eine niedrigere Reizschwelle besitzen, also die Gesetzmäßigkeit durchbrechen. Zweitens ist aber auch die Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Stoffe sehr verschieden und im einzelnen meist nicht genau bekannt. Somit ergibt sich, daß in der Praxis der Nachweis, ob Chemotaxis oder Osmotaxis vorliegt, trotz der großen prinzipiellen Unterschiede zwischen den beiden Erscheinungen sehr häufig nicht geführt werden kann. Uebrigens fehlt es auch noch an eingehenden Studien.

Bei den meisten Organismen kann es sich nur um negative Osmotaxis handeln, um ein wohl stets phobisches Zurückprallen vor zu starker Konzentration des Reizmittels. Nur die Bewohner konzentrierter Substrate, vor allem also die Meerespflanzen, können auch vor verdünnten Lösungen fliehen, also positiv osmotaktisch sein. Nach dem oben Ausgeführten ist es begreiflich, daß es gegenwärtig nicht ganz leicht zu sagen ist, bei welchen Organismen Osmotaxis sich findet. Zuerst hat wohl Pfeffer die von ihm beobachtete Abstoßung des Spirillum undula durch konzentrierte Lösungen auf Osmotaxis zurückgeführt. Er fand die Repulsionswirkung durch 6 Proz. Zucker und 1 Proz. Salpeter, d. h. durch annähernd isosmotische Lösungen; da aber Zucker wie Salpeter in schwachen Lösungen positiv chemotaktisch wirken, so ist nicht einzusehen, warum ihre abstoßende Wirkung nicht gleichfalls chemotaktischer

59) Massart 1891 Bullet. Acad. d. Belgique 3. Sér. 22 148.
60) Rothert zit. in 56.

Natur sein könnte. Pfeffer[56]) hat denn auch später Chemotaxis hier angenommen. — Am besten ist wohl bei gewissen Bakterien durch Massart[59]) die Osmotaxis nachgewiesen. Er fand, daß man eine positiv chemotaktische Anlockung durch isosmotische Lösungen verschiedener Stoffe aufheben kann. Andererseits steht aber auch ganz sicher fest, daß manche Organismen, z. B. gerade gewisse Bakterien, eine osmotische Sensibilität durchaus nicht besitzen, sahen wir doch, daß Bacterium termo in hochkonzentrierte Lösungen hineinsteuert, in denen es den Tod findet. Vielleicht sind das gerade Organismen, die ein sehr leicht permeables Protoplasma besitzen.

Hydrotaxis. Zweifellos steht die Reizerscheinung, die man bei den Plasmodien der Myxomyceten als Hydrotaxis bezeichnet, in sehr nahem Zusammenhang mit der Osmotaxis. Abstoßende Erfolge konzentrierter Substanzen bei Plasmodien sind schon oben S. 443 erwähnt worden; es ist recht wahrscheinlich, daß es sich da um osmotische, nicht um chemische Wirkung handelt. So gut wie durch Exosmose kann aber einem in Luft lebenden Plasmodium auch durch Verdunstung Wasser entzogen werden. Tatsächlich wissen wir, daß Plasmodien nach feuchten Stellen hinwandern bzw. von zu trocknen zurückfliehen, und das nennt man positive Hydrotaxis[61]). Es leuchtet ein, daß sie mit negativer Osmotaxis identisch sein muß. Eine solche hydrotaktische Reizbarkeit ist bei einem Organismus, der auf feuchte Luft angewiesen ist, da er ja auch des elementarsten Transpirationsschutzes entbehrt, wohl verständlich. Oekologisch begreiflich ist aber auch die Aenderung der Reaktionsweise, das Auftreten von negativer Hydrotaxis in dem Moment, wo das Plasmodium sich anschickt, seine Sporen auszubilden, denn die Sporen können nur in trockener Umgebung fertiggestellt und verbreitet werden.

Phototaxis[62]). Durch Phototaxis suchen sich Organismen, die aus irgendeinem Grund in ihrer Existenz vom Licht abhängen, die für sie günstigste Beleuchtung auf. Dementsprechend finden wir eine phototaktische Reizbarkeit vor allem bei grünen Flagellaten, Volvocineen und Schwärmsporen; daneben auch bei manchen Purpurbakterien. Es gibt aber auch grüne Schwärmer, die phototaktisch unempfindlich sind, und andererseits farblose phototaktische Formen. Letzteres trifft für Arten der Gattungen Chytridium, Rhizophidium, Polyphagus und Bodo zu, die sich meistens von grünen Algen ernähren, also imstande sein müssen, diese aufzusuchen. Den Spermatozoen pflegt Phototaxis zu fehlen.

Die Phototaxis dürfte sich nach Untersuchungen von Engelmann und Buder[63]) bei den Purpurbakterien am einfachsten gestalten.

Purpurbakterien. Thiospirillum jenense bewegt sich für gewöhnlich in geradliniger Bahn. Wird es plötzlich verdunkelt, so kehrt es seine Bewegungsrichtung um, ohne sich zu drehen, die bisherige Hinterseite geht also jetzt voraus. Diese neue Richtung behält es so lange bei, bis etwa ein neuer Verdunklungsreiz es zu aber-

61) Stahl 1884 Bot. Ztg. **42** 145.

62) Strasburger 1878 Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena.

63) Engelmann 1882 Pflügers Archiv **29** 387. Buder 1915 Jahrb. wiss. Bot. **56** 529.

maliger Umkehr zwingt. Einen hellen Ort im Kulturgefäß kann es nicht auffinden, aber wenn es zufällig in ihn hineingelangt ist, so bleibt es da gefangen, weil es immer beim Uebergang ins dunkle Gebiet kehrt macht. Die beiden Bewegungsrichtungen verfolgt es gleich leicht, obwohl es nur an einem Ende einen Geißelschopf trägt, der sich abwechselnd so verhält wie die beiden Schöpfe der Fig. 146. Bei jeder Umkehr wird der Schwingungsraum der Geißel entsprechend umgeschaltet.

Die Umkehr wird nicht nur durch vollkommene Dunkelheit, sondern durch jeden genügend starken Lichtabfall herbeigeführt, so z. B. bei plötzlicher Herabminderung der Beleuchtungsstärke von 20 auf 18 MK, und erst recht von 20 auf 10 MK. Der umgekehrte Lichtwechsel aber, also eine Zunahme der Beleuchtungsstärke von 10 auf 20 MK ist ganz ohne Wirkung. Gerade entgegengesetzt verhält sich das Thiospirillum bei höherer Beleuchtungsstärke. Eine Verminderung von 1000 MK auf 500 MK bleibt erfolglos, während umgekehrt die Zunahme von 1000 auf 2000 MK sofort die Kehrtbewegung auslöst. Dabei sind alle sichtbaren Strahlen, aber auch noch die ultraroten bis 950 $\mu\mu$, wirksam. Die beiden Pole von Thiospirillum verhalten sich übrigens ganz verschieden. Bei Beschattung des Geißelpoles tritt rasch die Reaktion ein, während eine Verdunklung des geißelfreien Poles ganz ohne Erfolg bleibt. Chromatium, das von Engelmann studiert wurde, verhält sich nicht ganz so wie Thiospirillum. Nach Verdunklung erfolgt die Rückwärtsbewegung mit größerer Geschwindigkeit, es tritt also ein Zurückprallen, eine sog. „Schreckbewegung" ein, die nach kurzer Zeit zur Ruhe kommt und erneuter Vorwärtsbewegung Platz macht, ohne daß dazu ein neuer Reiz nötig wäre.

Die roten Schwefelbakterien reagieren also typisch phobisch auf Licht, sie kümmern sich nur um ein zeitlich steiles Lichtgefälle, nicht aber um die Lichtrichtung. Anders grüne phototaktische Organismen.

Schwärmsporen und Volvocaceae[64]). Beobachtet man solche Organismen genauer, so zeigt sich, daß sie sich mit sehr großer Genauigkeit in die Richtung der Lichtstrahlen einstellen, also topisch reagieren.

Echte positiv phototaktische Organismen wenden ihr Vorderende der Lichtquelle zu und eilen dann auf diese zu, ganz gleichgültig, ob sie intensiv ist oder schwach; Buder[65]) sah bei 5000 MK Trachelomonas volvocina noch positive Bewegungen ausführen. Es gibt aber auch typisch negative phototaktische Organismen, z. B. Chlamydomonas variabilis und Carteria ovata. Sie wenden ihr Hinterende der Lichtquelle zu und entfernen sich also von ihr. Verwendet man zu dem Versuch konvergierende Lichtbüschel, so kommen die Schwärmer bei ihren negativen Reaktionen in immer helleres Licht; sie drängen sich schließlich ohne Richtungsänderung durch den Brennpunkt der Linse und verfolgen ihr Ziel auch bei weiterhin sich vermindernder Beleuchtungsstärke. Einen deutlicheren Beweis dafür, daß hier eine Einstellung in die Richtung des stärksten Lichtes erfolgt, kann man

---

64) Oltmanns 1892 Flora **75**; 1917 Zeitschr. f. Bot. **9** 257.
65) Buder 1917 Jahrb. wiss. Bot. **58** 105.

nicht erwarten. Aber trotzdem ist nicht daran zu denken, daß die Lichtrichtung als solche vom Organismus „wahrgenommen“ werde, daß die phototaktische Schwärmspore so auf die Strahlenrichtung reagiere, wie die höhere Pflanze das nach der Anschauung von SACHS tun sollte. Wie dort, so spielt auch hier die Verteilung der Helligkeit an der Oberfläche der Organismen eine maßgebende Rolle. Wenn auch nichts Sicheres über den Prozeß der Reizaufnahme bekannt ist, so sind doch die Vorstellungen, die BUDER im Anschluß an andere Autoren entwickelt hat, recht wahrscheinlich. Darnach wäre der sog. Augenfleck, eine pigmentierte Stelle nahe dem Vorderende, wichtig für die Lichtaufnahme. Unter diesem Augenfleck nämlich soll das lichtempfindliche Protoplasma liegen. Auf dieses wirft der Augenfleck nur dann keinen Schatten, wenn das Licht gerade von vorn einfällt. Fällt es aber von der Seite ein, so wird zwar wegen der Rotation diese Beschattung nicht dauernd, sondern nur periodisch erfolgen. Da aber die Umdrehungsgeschwindigkeit der phototaktischen Organismen eine sehr große ist, so wiederholen sich diese Beschattungen so rasch, daß sie wie dauernde Verdunklung wirken. Durch solche Erwägungen ist jedenfalls die Schwierigkeit für das Verständnis der phototaktischen Reaktion aus dem Wege geräumt, die man früher gerade in der Rotationsbewegung erblickte. Daß übrigens der Augenfleck wichtig ist für die Phototaxis, ergibt sich daraus, daß er z. B. bei Polytoma nur den phototaktischen Arten zukommt, den andern aber fehlt.

Die Auffassung, daß die Helligkeitsverteilung am Organismus maßgebend ist für die phototaktischen Bewegungen und daß die Lichtrichtung nur insofern eine Rolle spielt, als sie zu Helligkeitsänderungen führt, ist jedenfalls eine klare. Früher wurde wohl auch die Helligkeitsverteilung im Raum des Kulturgefäßes für maßgebend gehalten, was unmöglich ist. Ueber diese kann keinerlei Kenntnis zu einer Schwärmspore gelangen.

Aenderung der Reaktionsweise. Die Reaktionsweise eines gegebenen Organismus ist aber keineswegs immer die gleiche. Vielmehr finden wir sehr häufig eine Aenderung in dieser eintreten; ein bisher positiv reagierender Schwärmer wird also negativ. Man hat auch hier wie bei den tropistischen Bewegungen von „Umstimmungen“ geredet. Wir vermeiden den Ausdruck aus bekannten Gründen. Was die Ursachen der Aenderung der Reaktionsweise anlangt, so können diese sehr verschieden sein. Besonders wirksam scheint die Kohlensäure, schwache organische Säuren, doch auch Narkotika wie Chloroform zu sein. Wichtig ist, daß auch das Licht selbst bei manchen Formen (z. B. Volvox, Euglena) die Reaktionsweise ändern kann. Dieser „Umstimmung“ hat besonders OLTMANNS sein Interesse zugewendet, und sie ist ja auch von biologischen Gesichtspunkten aus offenbar von großer Bedeutung, weil sie die Organismen, die ebensowohl vor zu starkem wie zu schwachem Licht fliehen, in den Stand setzt, sich die „optimale“ Lichtintensität aufzusuchen. Zwischen den extremen Lichtintensitäten, die zu positiver bzw. negativer Krümmung führen, liegen dann mittlere, die gar nicht phototaktisch reizen. Auch der Entwicklungszustand des beweglichen Organismus ist von Bedeutung. Die weiblichen Kolonien von Volvox suchen z. B. dunklere Orte auf, als die ungeschlechtlichen.

Dieselben Organismen, die ausgesprochen topisch reagieren,

können gleichzeitig auch phobisch beeinflußt werden. Das gilt z. B. für Volvox, der nach plötzlicher Beschattung sich fallen läßt und erst nach einiger Zeit wieder die Steigbewegung aufnimmt.

Auch bei kriechenden Formen kommt Phototaxis vor, so bei Myxomyceten, Diatomeen, Desmidieen und manchen Fadenalgen. Die Plasmodien der Myxomyceten[66]) zeigen, soweit bekannt, immer nur negative Reaktion, sie ziehen sich vor jedem stärkeren Licht zurück. Ganz eigenartig sind die Verhältnisse bei den Desmidiaceen[67]). Diese einzelligen Algen sind einseitig dem Substrat durch Schleimfüße angeheftet und gleiten mit deren Hilfe in der Richtung zur Lichtquelle oder von ihr weg. Das freie Ende der Zelle ist nach oben gerichtet und bei positiver Phototaxis dem Licht zugekehrt, bei negativer von ihm abgewendet; die Längsachse der Zelle bildet mit dem Substrat einen Winkel von etwa 45°. Manche Closterien verhalten sich insofern anders, als bei ihnen abwechselnd das eine oder das andere Ende der Zelle festgeheftet wird; sie überschlagen sich also von Zeit zu Zeit.

Von anderen phototaktischen Bewegungen sind die der Diatomeen[68]) noch wenig untersucht, dagegen die der Oscillarien neuerdings genauer studiert[69]). Aehnlich wie Thiospirillum pendelt Oscillaria in einem Lichtfleck hin und her, indem sie jedesmal kehrt macht, wenn ein Teil des Fadens, der nicht zu klein sein darf, verdunkelt wird[70]).

Ganz ähnlich wie die Oscillarien reagiert Nostoc, solange er im beweglichen Zustand ist, auf Abnahme, nicht aber auf Steigerung der Beleuchtungsstärke, mit Umkehr. Bei dieser Reaktion lassen sich Partialreaktionen feststellen, nämlich 1) Abnahme der Geschwindigkeit, 2) Stillstand und 3) Wiederaufnahme der Bewegung in entgegengesetzter Richtung. Und alle diese Teilprozesse verlaufen hier mit solch geringer Geschwindigkeit, daß die Möglichkeit einer Untersuchung von Präsentations- und Reaktionszeiten besteht, die natürlich ohne besondere Hilfsmittel bei den rasch reagierenden geißeltragenden Organismen nicht bestimmt werden können. HARDER[71]), dem wir diese Studien an Nostoc-Hormogonien verdanken, stellte zunächst fest, daß es zwei Präsentationszeiten gibt. Man kann nicht einfach bestimmen, wie lange man beschatten muß, um eine Umkehr zu erhalten, denn diese Beschattungspräsentationszeit hängt ab von der Dauer der vorherigen Belichtung; es gibt also auch eine Lichtpräsentationszeit. Diese beiden Zeiten hängen insofern voneinander ab, als eine lange Belichtung eine kurze Beschattungspräsentationszeit erfordert, und umgekehrt kurze Belichtung die Beschattungspräsentationszeit wesentlich erhöht. Das Produkt dieser beiden Zeiten ist aber keineswegs eine Konstante. Wie nicht anders zu erwarten, hat auch die Intensität der Beleuchtung einen Einfluß. Es gilt aber nicht das Reizmengengesetz, sondern ein und die-

---

66) STAHL 1884 Bot. Ztg. **42** 145.
67) ADERHOLD 1888 Jen. Zeitschr. f. Naturw. **22** 310.
68) RICHTER 1906 Sitzungsber. Wien. Akad. (I) **115** 310.
69) A. PIEPER Phototaxis d. Sscillarien. Diss. Berlin 1915. NIENBURG 1916 Zeitschr. f. Bot. **8** 151.
70) Ueber die Beobachtungen PIEPERS, daß rotes und gelbes Licht bei einer gewissen Stärke die Oscillarienfäden senkrecht zur Lichtrichtung sich einstellen läßt, vgl. man NIENBURG (Anm. 69) S. 191.
71) HARDER 1918 Zeitschr. f. Bot. **10** 177.

selbe Lichtmenge hat ganz anderen Wert, wenn sie durch hohe, als wenn sie durch niedere Intensität erzeugt wird. Hohe Intensität stumpft ab, verlängert also die Beschattungspräsentationszeit und verlangt auch intensivere Beschattung. Je nach Umständen hat also die Beschattungspräsentationszeit sehr verschiedene Werte; sie schwankt zwischen wenigen Sekunden und mehreren Minuten. Bei ihrer Bestimmung wäre wohl das Nächstliegende, den Beginn der Reaktion als Kriterium zu verwenden. Es ist aber unmöglich, den Beginn der Verlangsamung der Bewegung genau festzustellen, und deshalb war es vorteilhafter, den Moment der Umkehr zu bestimmen. Auch unterschwellige Reize können zu Reaktion führen, wenn sie durch Addition sich vergrößern können.

Im ganzen kann man sagen, daß diese Reizbarkeit der Nostocfäden offenbar viel mehr an die Nastien als an die Tropismen erinnert, und das wird für alle phobischen Taxien gelten, wo Uebergangsreize eine Hauptrolle spielen, obwohl selbstverständlich auch die Dauer ihrer Einwirkung nicht ohne Bedeutung sein kann.

Thermotaxis[72]). Man wird zweckmäßigerweise jede durch strahlende Energie erzielte Orientierung freibeweglicher Organismen als phototaktische bezeichnen, auch wenn es sich, wie bei den Purpurbakterien, um die sog. „Wärmestrahlen" handelt. Von Thermotaxis aber wird man nur reden, wenn eine Richtungsbewegung durch geleitete Wärme in Betracht kommt. Eine solche findet sich bei Infusorien, Euglenen, Amöben und Myxomyceten. Nur der letztere Fall interessiert uns hier. Werden Fuligoplasmodien auf feuchtes Filtrierpapier gebracht, das auf der einen Seite in wärmeres, auf der anderen in kälteres Wasser taucht, so wenden sie sich zum wärmeren hin, solange dieses unter 33^0 bleibt. Wird diese Temperatur aber überschritten, so tritt negative Thermotaxis ein, das Plasmodium geht zum kälteren Wasser. Bei mittleren Temperaturen genügt eine Differenz von etwa 10^0, um positive Thermotaxis auszulösen.

Galvanotaxis[73]). Unter Galvanotaxis versteht man die Orientierungsbewegungen freibeweglicher Organismen durch den galvanischen Strom, die man positive oder negative nennt, je nachdem sie zu einer Ansammlung am positiven oder negativen Pol führen. Solche Bewegungen sind vor allem bei Tieren (Froschlarven, Amöben, Infusorien), doch auch bei einigen Volvocaceen, Flagellaten und Bakterien beobachtet worden. Zum Nachweis dieser Reizbewegungen bedient man sich eines mikroskopischen Präparats, dessen Deckglas auf zwei Tonleisten ruht, an die dann die unpolarisierbaren Elektroden direkt angelegt werden. Sowie der Strom geschlossen wird, tritt die Ansammlung der Organismen an der einen Tonleiste auf; durch Umkehr des Stromes wird sie an den anderen Pol übergeführt. Daß es sich dabei um typische Reizbewegungen und nicht etwa um kataphorische Wirkungen des Stromes handelt, ergibt sich schon daraus, daß tote Organismen nicht an den Pol geführt werden, und daß der gleiche Strom manche Objekte zum positiven, andere zum negativen Pol zu wandern veranlaßt.

---

72) VERWORN 1909 Allg. Physiologie 5. Aufl. Jena. STAHL zit. 66. WORTMANN 1885 Ber. Bot. Ges. **3** 117.

73) Lit. bei VERWORN 1909 zit. 72.

Als die typische Reaktion pflegt man die positive zu betrachten, weil bei mäßiger Stromstärke die meisten Organismen positiv galvanotaktisch reagieren. Vielfach gelingt es aber durch Verstärkung des Stromes, eine Reaktionsänderung herbeizuführen, negative Reaktion zu erzielen.

Von mehreren Autoren, vor allem von Loeb[74]), ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß die Galvanotaxis nicht auf einer Empfindlichkeit des Organismus für den elektrischen Strom selbst beruht, sondern daß sie eine Art Chemotaxis sei, daß es sich also um chemische Wirkungen handelt, die von dem Strom ausgehen. Da solche chemische Wirkungen des Stromes zur Genüge bekannt sind und notwendigerweise einen Einfluß auf die Organismen haben müssen, so hat die Ansicht Loebs manches Bestechende. Sie ist aber durchaus nicht bewiesen, und es stehen ihr auch mancherlei Bedenken gegenüber[75]).

Nach Jennings würde die Galvanotaxis noch am ehesten den Vorstellungen entsprechen, die man früher von einer topischen Taxis sich gemacht hat. Denn Jennings fand, daß bei Infusorien zwei Seiten des Körpers auf den Strom hin in ganz verschiedener Weise arbeiten, so daß durch ihre Tätigkeit eine Drehung und Einstellung in die Stromrichtung zustande kommt. Bei allen anderen Taxien fand Jennings immer den ganzen Körper einheitlich reagieren. Man wird abwarten müssen, ob auch bei den Organismen, die uns an dieser Stelle mehr interessieren als Infusorien, ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Auf taktische Erscheinungen von geringerer Bedeutung wie Geotaxis[76]), Thigmotaxis[77]) und Rheotaxis[78]) gehen wir nicht ein.

Taktische Bewegungen der Chloroplasten. Für die Chloroplasten sind zahlreiche Beizbewegungen beschrieben worden, die große Aehnlichkeit mit der Phototaxis, Chemotaxis, Osmotaxis und Thermotaxis freibeweglicher Organismen aufweisen, und dementsprechend auch die gleichen Namen führen. Bei weitem am wichtigsten und am eingehendsten studiert ist die Phototaxis[79]).

Die Chloroplasten begeben sich unter allen Umständen an die Stellen der Zelle, wo sie optimale Beleuchtung vorfinden, bei mittlerer Lichtintensität suchen sie also helle, bei starker beschattete Stellen auf. Dabei reagiert jedes einzelne Chlorophyllkorn selbständig, und in vielen Fällen besteht im Verhalten der einzelnen Körner schon deshalb ein großer Unterschied, weil sie sich gegenseitig beschatten.

---

74) Loeb u. Budgett 1897 Pflügers Archiv **65**.

75) Pfeffer 1904 Physiologie **2**. Leipzig. Jennings zit. 65. Vgl. auch S. 337 (Galvanotropismus).

76) Schwarz 1884 Ber. Bot. Ges. **2** 51. Aderhold 1888 zit in 67. Massart 1891 Bull. Acad. Belg. **22** 158. Jensen 1893 Pflügers Archiv **53**. Verworn 1909, zit. 78. Gerhardt 1913 Diss. Jena. Köhler 1922 Arch. f. Protistenk.

77) Pfeffer 1884 zit. in 54. Verworn 1909 zit. in 78.

78) Stahl 1884 zit. in 66. Clifford 1897 Annals of Bot. **11** 179. Verworn 1909 Allg. Physiologie 5. Aufl. Levenson-Lipschitz 1910 Rec. Inst. Errera **8** 225. (Ref. Cbl. **119** 403). Gerhardt 1913 Diss. Jena.

79) Stahl 1880 Bot. Ztg. **38** 297. Schimper 1885 Jahrb. wiss. Bot. **16** 1. Senn 1908 Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig; 1919 Verh. Natf. Ges. Basel **28** 104.

Wie bei freibeweglichen Organismen, besteht auch hier eine „Stimmung". Die „optimale" Lichtintensität ist also nicht immer die gleiche, sondern sie hängt z. B. von der Temperatur und von chemischen Einflüssen ab; die Chloroplasten suchen bei tiefer Temperatur niedrigere Lichtintensitäten auf als in hoher; ein Zusatz von Nährlösung läßt sie höhere Intensitäten aufsuchen.

In welcher Weise die Chloroplasten reagieren, ob da irgendwelche Aehnlichkeiten mit der phobischen oder der topischen Reaktionsweise der Schwärmer bestehen, läßt sich um so weniger sagen, als wir die Bewegungsmittel der Chloroplasten überhaupt nicht kennen. Aus der Tatsache, daß bei gewissen Phäophyceen bei Umlagerung der Chloroplasten die kleinen Fucosanbläschen liegen bleiben, schließt SENN[80]) mit Recht darauf, daß die Chloroplasten offenbar mit eigenen Mitteln wandern und nicht passiv durch das Protoplasma transportiert werden.

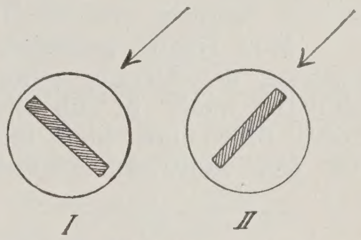


Fig. 154. Mesocarpuszelle im Querschnitt. Das schraffierte Rechteck deutet den Chloroplasten an, der Pfeil die Lichtrichtung. *I* schwaches, *II* starkes Licht.

Bei aller Uebereinstimmung im ganzen verhalten sich nun aber die Chloroplasten je nach dem Bau der Zelle und der durch ihn bedingten Lichtverteilung im einzelnen so verschieden, daß SENN nicht weniger als 7 Typen aufstellen konnte.

1. Mesocarpustypus. Die zylindrische Zelle enthält einen einzigen Chloroplasten, der die Gestalt einer rechteckigen Platte hat. Sie durchzieht für gewöhnlich die Zelle axial, nimmt aber bei niedriger Temperatur eine seitliche Lage dicht an der Zellwand an. In Licht mittlerer Intensität stellt sich die Chlorophyllplatte senkrecht zu den Lichtstrahlen (Flächenstellung, Fig. 154 *I*) und sie folgt dann jeder Veränderung der Lichtrichtung durch eine entsprechende Drehung. Wird aber das Licht plötzlich um 180° gedreht, so bleibt die Platte wie sie war, ihre beiden Seiten sind also physiologisch gleichwertig. Bei der Drehung der Platte kommt es nicht selten zu Torsionen, dadurch, daß an verschiedenen Enden einer Platte eine verschiedene Drehungsrichtung eingeschlagen wird. — Bei intensivem Licht stellt sich die Platte in Profilstellung, d. h. sie wendet dem Licht mehr oder minder ausgesprochen ihre Kante zu (Fig. 154 *II*). Durch Einnahme der beiden geschilderten Lagen oder von Uebergängen zwischen ihnen kann die Platte sich stets eine optimale Lichtmenge einfangen. — Rotes Licht soll nach SENN in jeder Intensität die Flächenstellung bewirken, blaues aber in hoher Intensität zur Profilstellung führen.

2. Vaucheriatypus. Wird der zylindrische Vaucheriafaden in Luft einseitig durch Licht mittlerer Intensität beleuchtet, so ordnen sich die Chloroplasten an den beiden hellsten Seiten der Zelle, auf der Vorderseite und Rückseite an, die Flanken bleiben frei. In Wasser wird die Verteilung anders, wie SENN ausführt, entsprechend der anderen Verteilung des Lichtes. In starkem Licht sammeln sich die Körner auf den Flanken, wo die Zelle am dunkelsten ist. Sie nehmen aber durchaus nicht in dem Maße eine bestimmte Richtung zu den Strahlen ein, daß man wie bei Mesocarpus von Profilstellung sprechen könnte. Auch in der Längsrichtung der Zelle sind die Chloroplasten verschiebbar, und sie sammeln sich an einzelnen beleuchteten Punkten an.

3. Chromulinatypus. Die Zellen sind, wie das namentlich durch NOLL für das Protonema von Schistostega bekannt ist, so gebaut, daß die Lichtstrahlen sich am hinteren Ende der Zelle sammeln; hier lagern sich denn auch bei mäßiger Lichtintensität die Chloroplasten, die aber bei Zunahme der Beleuchtung an einer Seitenwand Schatten suchen.

4. Eremosphaeratypus. Bei mittlerer Intensität findet man die Chloroplasten im ganzen protoplasmatischen Wandbelag verteilt; hohe Intensität treibt sie ins Zentrum der Zelle, wo sie sich um den Kern scharen.

---

80) SENN 1919 Zeitschr. f. Bot. **11** 81.

5. bis 7. Typus. Zum Unterschied von den bisher besprochenen Fällen handelt es sich hier nicht um einzelne Zellen, sondern um Zellen, die mindestens in einer Ebene mit anderen verbunden sind, oder die zu einem Zellkörper zusammengetreten sind. Zunächst ist die etwas verwirrende Bezeichnungsweise dieser Stellungen zu besprechen, was am einfachsten durch die Fig. 155 geschieht.

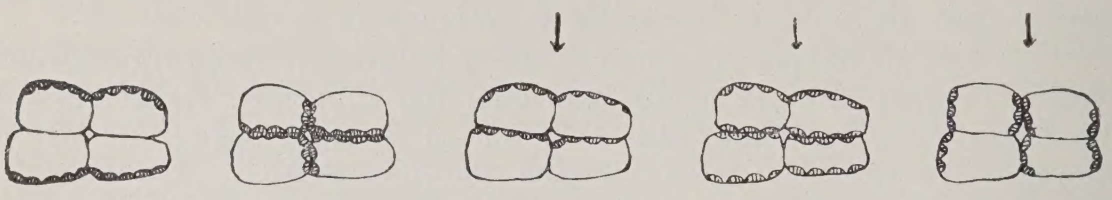


Fig. 155. Schematische Darstellung der verschiedenen Stellungen der Chloroplasten.

Wie Senn ausführt, wird hier außer der Lichtwirkung auch eine Einwirkung der Nachbarzellen ermöglicht, die sich nicht nur in einer Beschattung, sondern auch in chemischen Beeinflussungen äußern soll. So kommt es wohl, daß man hier meist neben einer Stellung, die für mittlere, und einer, die für hohe Lichtintensität charakteristisch ist, auch noch eine distinkte Nachtstellung findet. In der letzteren ziehen die assimilierenden und die Reservestoff speichernden Zellen die Chloroplasten an (Apostrophe), dagegen stoßen manche farblose Zellen, wie Epidermis und Markzellen, sie ab. Auch bei Untersuchung von Braunalgen hat Senn bestätigt gefunden, daß der Stoffwechsel der Zellen maßgebend ist für ihre anlockende oder abstoßende Wirkung.

5. Funariatypus. Bei mittlerem Licht liegen die Chloroplasten den Außenrändern, bei sehr hellem den Seitenrändern an; es kommt noch eine Nachtstellung hinzu, die hier äußerlich mit der Stellung bei intensivem Licht übereinstimmt.

6. Schwammparenchymtypus. Die beiden Lichtstellungen stimmen mit denen des Funariatypus überein. Bei mittlerer Beleuchtungsstärke haben wir Diastrophe, bei hoher Parastrophe. Bei der Nachtstellung aber (Fig. 165 *2*) werden alle Wände aufgesucht, die an andere Parenchymzellen anstoßen, die Außenwände verlassen. Im Schwammparenchym eines komplizierten Blattes werden die Chlorophyllagerungen komplizierter durch Einfluß der darüber befindlichen Palisaden und der Interzellularen auf die Lichtverteilung.

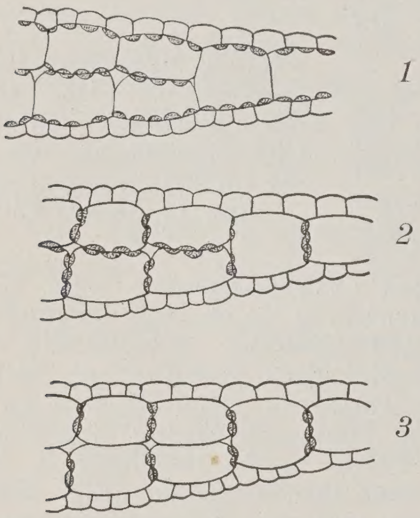


Fig. 156. Lemna trisulca. Querschnitt. *1* Im Licht mittlerer Intensität. *2* Verdunkelt. *3* Besonnt.

Wird aber die Luft zwischen den Parenchymzellen durch Injektion mit Wasser vertrieben und damit große Ungleichmäßigkeit in der Beleuchtung der verschiedenen Zellwände vermieden, so geht bei mittlerer Beleuchtung die Diastrophe in die Antistrophe über; die Chloroplasten sammeln sich also nun auf den Außenseiten der Zellen, die jetzt heller sind als die Innenseiten, während im normalen Blatt offenbar dieser Unterschied nicht besteht. Die Parastrophe bei hohem Licht ist durch die geringe Helligkeit der Seitenwände bedingt. Nach Injektion mit Wasser gehen die Chloroplasten von den Seitenwänden weg und begeben sich an die Fugenwände.

7) Palisadentypus. In den Palisadenzellen der Laubblätter nehmen die Chloroplasten bei recht verschiedenen Lichtintensitäten die gleiche Lage ein: sie besetzen ausschließlich die Längswände und lassen die Endflächen der Zellen frei[81]). Daß sie dann Gestaltsänderungen erfahren, sei nur kurz erwähnt: in sehr hellem Licht flach, wölben sie sich bei schwächerem Licht mehr ins Zellinnere. Man kann indes experimentell die Chloroplasten zwingen, die Längswände zu verlassen und auf die Innen- und

Außenwände sich zu begeben, Diastrophe anzunehmen. Dazu ist nur nötig, statt des diffusen, allseitig einfallenden Lichtes senkrecht von oben kommende parallele Strahlen zu verwenden; am besten gelingt der Versuch bei tonnenförmigen Palisaden. Umgekehrt kann man dann durch stark konvergentes Licht (90°) die Chloroplasten wieder auf die Längswände bringen. Das hängt damit zusammen, daß in die Interzellularen nur ganz wenig Licht gelangt, in die Palisaden also nur durch die äußere Fugenwand, nicht aber von den Interzellularen her Licht eintritt. Fallen nun die Lichtstrahlen senkrecht auf das Blatt, so werden sie beim Eintritt in die Palisaden so stark gegen die Längsachse der Zelle gebrochen, daß die Flanken der Zelle kein Licht erhalten; deshalb gehen die Chloroplasten in Diastrophe an die Fugenwände. Bei Konvergenz der Strahlen von 90° dagegen gehen sie schräg durch das Lumen der Zelle und werden an den Außenwänden total reflektiert; diese Zylinderwände sind also gleichmäßig optimal beleuchtet. Die Chloroplasten folgen dann chemischen Reizen und besetzen die Wände, die an lufthaltige Interzellularen grenzen.

Durch Injektion der Interzellularen mit Wasser kann man die Lichtverteilung im Laubblatt von Grund aus verändern. Bei konvergentem Licht findet man jetzt Antistrophe, gerade wie solche auch in den Palisaden gewisser Meeresalgen, die ohne Interzellularen sind, dauernd gefunden wird.

Maßgebend für die Verteilung der Chloroplasten im Laubblatt ist also erstens die Lichtverteilung, die ihrerseits vom Lichteinfall, von der Brechung und Reflexion, sowie der Schattenwirkung der höheren Teile abhängt, zweitens dann auch chemische Reize, von denen noch näher zu reden sein wird.

Ueber die anderen taktischen Bewegungen der Chloroplasten können wir uns kurz fassen. Thermotaxis, und zwar positive, konnte Senn beobachten, als er auf der Oberseite bereifte Laubblätter untersuchte: die Chloroplasten der Palisaden hatten sich von der abgekühlten Außenseite wegbegeben[81]). Auch über osmotaktische Bewegungen berichten Senn sowie Küster[82]), doch verdienen diese Angaben noch Nachuntersuchung. Wichtiger sind die chemotaktischen Reaktionen. Die Chloroplasten von Funaria werden durch Kohlensäure, durch Sulfate, durch Aepfelsäure, Asparagin, Lävulose und Dextrose, nicht aber durch Rohrzucker sehr lebhaft angelockt. Wie schon oben angedeutet, sucht Senn die charakteristischen Nachtstellungen der Chloroplasten auf Chemotaxis durch in den Zellwänden wirkende Stoffe zurückzuführen; es fehlt aber der Nachweis, daß solche Stoffe wirklich in den Wänden vorhanden sind, wozu sich der fernere Nachweis gesellen müßte, daß sie in den Zellen selbst fehlen oder wenigstens in geringerer Konzentration gegeben sind, als in den Wänden.

Bei **Zellkernen** ist schon vor längerer Zeit eine Lageveränderung nach Verwundung durch Tangl[83]) beobachtet worden. Diese Traumatotaxis beobachtet man am besten, wenn man in Epidermiszellen der Zwiebel einen Schnitt oder einen Einstich macht. Einige Stunden darauf bemerkt man in den unmittelbar an die Wunde anstoßenden Zellen eine lebhafte Protoplasmabewegung, durch die der Kern zu der an die Wunde angrenzenden Zellwand geführt wird. Eine Zeitlang beobachtet man daselbst auch eine lebhafte Plasmaansammlung. Die weitergehende Plasmabewegung führt aber den Kern schließlich wieder an seine normale Stelle in der Mitte der

---

81) Wenn aber das Ende der Palisaden nicht ganz an die Epidermis stößt, können in mittlerem Licht diese Enden von Chloroplasten besetzt werden.

82) Küster 1906 Ber. Bot. Ges. **24** 255. Senn 1908 zit. in 79.

83) Tangl 1884 Sitzungsber. Wien. Akad. **90** (I) 10. Němec 1901 Reizleitung und reizleitende Strukturen. Jena.

Zelle zurück. Die Reaktion beschränkt sich indes nicht auf die unmittelbar der Wunde benachbarten Zellen, sondern sie breitet sich allmählich auch auf weiter entfernte Zellen aus.

Dasselbe Objekt, von dem soeben bei der Traumatotaxis des Zellkernes die Rede war, die Epidermis der Zwiebelschale von Allium Cepa, eignet sich auch zum Nachweis der Chemotaxis der Kerne[84]). Bringt man auf eine begrenzte Partie dieser Zellen verdünnte Lösungen gewisser Stoffe, so tritt eine ähnliche Kernverlagerung ein wie nach traumatischer Reizung, d. h. die Kerne bewegen sich, sowohl in den an den Reizstoff angrenzenden Zellen, wie auch in gewisser Entfernung von ihnen in der Richtung auf den Stoff zu. Dabei verdient besonders hervorgehoben zu werden, daß die Reizstoffe nicht etwa zum Tod gewisser Zellen und somit zu traumatotaktischer Reizung führen. Als chemotaktisch wirksam erwiesen sich sehr viele Salze, Basen, organische Säuren sowie Kohlehydrate. Unwirksam sind anorganische Säuren und viele organische Substanzen verschiedenster Zusammensetzung. — Die chemotaktische Verlagerung des Zellkernes erfolgt langsamer als die traumatotaktische, und es fehlt bei ihr die sichtbare Plasmabewegung. Es läßt sich aber zurzeit nicht sagen, ob hier die Kerne wirklich aktiv wandern, wie das von den Chloroplasten angenommen wird. Schließlich ist auch bei der Traumatotaxis nur eine Gleichzeitigkeit von Protoplasmabewegung und Kernverlagerung festgestellt; es könnte sich also auch um zwei Vorgänge handeln, die direkt nichts miteinander zu tun haben.

In einer Beziehung unterscheiden sich die Bewegungen des Zellkernes von den typisch taktischen Bewegungen. Es kommt nicht wie dort zu einer länger dauernden Ansammlung an der Stelle des Reizeintrittes, sondern die Kerne begeben sich nur für ganz kurze Zeit an die Reizstelle, um sofort wieder wegzuwandern. Es ist nicht wahrscheinlich, daß dies damit zusammenhängt, daß nun der einseitige Reiz durch Diffusion des Reizmittels in der Zelle aufgehoben ist.

Zum Schluß sei noch bemerkt, daß die chemotaktische Reaktion der Zellkerne als Kriterium dafür dienen kann, daß sehr viele Stoffe in das Protoplasma eindringen. Da man aber auch durch Wurzelhaare, Pilzfäden, die man auf einer Epidermis hinwachsen läßt, chemotaktische Reizung erzielt, so zeigt das, daß aus diesen lebenden Zellen auch Stoffe exosmieren, deren nähere chemische Charakterisierung auf diesem Wege freilich nicht möglich ist.

Taktische Bewegungen des Protoplasmas scheinen systematisch nicht studiert zu sein. Nur gelegentlich ist von einseitigen Protoplasmaansammlungen die Rede, so z. B. bei der Traumatotaxis. Weiter hat Němec[85]) solche Ansammlungen bei geotropischer Reizung der Wurzeln beobachtet. Wieweit es sich um Reizbewegungen handelt, muß erst festgestellt werden.

Eine Art phototaktischer Reaktion liegt vielleicht bei der Einstellung der Kernspindel in die Richtung des Lichtes vor, die dann die Ausbildung der Scheidewand senkrecht zu den Lichtstrahlen zur Folge hat; das wurde durch Stahl[86]) für die keimenden Sporen von Equisetum festgestellt.

---

84) Ritter 1911 Zeitschr. f. Bot. **3** 1.
85) Němec 1901 Jahrb. wiss. Bot. **36** 80.

4. Rückblick auf die Reizerscheinungen.

Nachdem nunmehr auch die Taxien als letzte Reizerscheinungen besprochen sind, erscheint es nützlich, zum Schluß einen Rückblick auf die Reizbarkeit der Pflanzen zu werfen, nach den allgemeinen Gesetzen zu fragen, denen sie unterworfen ist, und zu untersuchen, inwieweit Aehnlichkeit mit den Reizerscheinungen der Tiere bestehen.

Reize. Als Reize kommen für die Pflanze vor allem das Licht, die Wärme, mechanische Einwirkungen (Schwerkraft, Druck, Stoß, Kontakt), chemische Einflüsse und galvanische Ströme in Betracht. Viele von diesen Faktoren gehören zu den allgemeinen Lebensbedingungen. Das Leben spielt sich ja nur dann normal ab, wenn diese Faktoren in einem gewissen Ausmaß, das lange Zeit ganz konstant bleiben kann, gegeben sind. Will man auch in diesem Fall Reize in den Außenfaktoren erblicken, so pflegt man sie als stationäre Reize von den jedenfalls für uns jetzt ungleich viel wichtigeren Fällen abzutrennen, in denen der Reiz gerade in einer Veränderung gegenüber den bisherigen Bedingungen besteht.

Die Veränderung kann zunächst darin bestehen, daß ein bisher wirksamer Faktor ausfällt oder daß ein bisher nicht wirksamer neu auftritt, also z. B. wenn die bisher beleuchtete Pflanze verdunkelt wird oder wenn eine bisher nicht vorhandene chemische Verbindung, oder ein zuvor nicht vorhandener galvanischer Strom auf die Pflanze einwirkt. Oder es können bereits wirksame Faktoren sich ändern, sei es nun, daß sie ihre Intensität oder ihre Qualität wechseln. So kann die Beleuchtungsstärke zu- oder abnehmen, die Konzentration eines Stoffes, die Menge des zur Verfügung stehenden Wassers kann sich ändern. Andererseits kann, z. B. durch Einschaltung eines Strahlenfilters, weißes Licht in blaues oder rotes Licht verwandelt werden, womit eine qualitative Aenderung gegeben ist.

Die Veränderung kann ferner eine allseitige oder eine einseitige sein. Allseitig gleichmäßige Reize nennt man auch diffuse oder homogene Reize, einseitige auch anhomogene oder gerichtete Reize. Als Beispiele für diffuse Reizung führen wir an: das Fallen oder Steigen der Temperatur, die Veränderung der Lichtintensität und Lichtqualität, oder überhaupt das Auftreten von Licht nach zuvoriger Dunkelheit. Als Beispiele für anhomogene Reizung seien eine einseitige Erwärmung, eine einseitige Beleuchtung, eine einseitige Einwirkung von Chemikalien genannt. Es kann also ein und dasselbe Reizmittel zu diffuser wie zu anhomogener Reizung führen, und deshalb hat man nicht nur vom Reizmittel, sondern auch vom Reizanlaß, d. h. der Art der Einwirkung des Mittels zu reden.

Damit nun der Reiz im Protoplasma eine Reizung verursacht, muß dieses im reizempfänglichen Zustand sich befinden. Es ist sehr wichtig, zu konstatieren, daß dieser Zustand unter Umständen fehlen kann, unter denen andere Funktionen des Protoplasmas völlig normal ausgeübt werden. Die Reizempfänglichkeit („Empfindlichkeit") des Protoplasmas ist nämlich sehr weitgehend

---

86) Stahl 1885 Berichte Bot. Ges. 3 334.

von Außeneinflüssen abhängig, und es können zum Teil dieselben Faktoren, die reizauslösend wirken, zum Teil auch andere die Empfindlichkeit hemmen oder auch steigern. Unter den hemmenden Stoffen sind besonders erwähnenswert die sogenannten Narkotika (Aether, Chloroform, Chloralhydrat), weil sie ja auch in der Tierphysiologie eine vergleichbare Rolle spielen. Sie können im Extrem eine bestimmte Reizbarkeit, z. B. die phototaktische, ganz aufheben, während die Bewegungsfähigkeit erhalten bleibt. Sehr viel seltener sind jedenfalls Stoffe, die eine Steigerung der Empfindlichkeit herbeiführen; nach Richter[1]) gilt das z. B. für die sogenannte „Laboratoriumsluft", durch die die Präsentationszeit für den phototropischen Reiz auf $^3/_4$ ihres Normalwertes vermindert werden soll. — In anderen Fällen fehlt dem Protoplasma die Reizbarkeit aus inneren Gründen. So gibt es Organe, die für Schwerkraft überhaupt nie empfindlich sind, während andere die Reizreaktion auf Schwerkraft, die in der Jugend bestand, späterhin verlieren. In solchen Fällen hat man Grund zur Annahme, daß nicht die Reizbarkeit, sondern lediglich die Reaktionsbefähigung verloren gegangen sei. Es wären also auch ausgewachsene Organe noch geotropisch reizbar, aber zu einer Reaktion kann es bei ihnen nicht kommen; es sei denn, daß sie zu Variationsbewegungen befähigt sind.

Jeder Reiz muß in der reizempfänglichen Zelle zunächst einmal eine rein chemisch-physikalische Veränderung herbeiführen, die verschieden sein wird je nach der Natur des Reizes, aber die auch bei Aufhebung der Empfindlichkeit genau ebenso verlaufen kann, wie in der reizbaren Zelle. Im allgemeinen wissen wir nichts Sicheres über diesen ersten Erfolg des Reizmittels, können also nur vermuten, daß er bei der Schwerkraft in einem Druck, bei chemischer Einwirkung in irgendeiner chemischen Veränderung, beim Licht in photochemischen Reaktionen, bei osmotischer Wirkung in Wasserentzug bestehen mag. Daß die Schwerkraft oder ebenso Stoß, Zug, Druck, Kontakt eine mechanische Wirkung auf das Protoplasma ausüben müssen, ist klar, dagegen kann man sich sehr wohl vorstellen, daß chemische und photochemische Einflüsse zuerst zu Reaktionen in der Vakuole führen, die dann ihrerseits erst das Protoplasma beeinflussen. Im Protoplasma werden sich also früher oder später Veränderungen einstellen, die Aenderungen im Quellungszustand, in der Viskosität oder auch im chemischen Zustand sein werden; im letzteren Fall kann z. B. eine Reaktionsgeschwindigkeit geändert, ein Gleichgewicht verschoben oder ein bisher ganz fehlender Körper in das System eingetreten sein. Wir betonen nochmals, daß es sich unter allen Umständen zunächst um rein physikalische oder chemische Aenderungen handelt, bei denen das Protoplasma sich passiv verhält. Man kann deshalb mit Mangold[2]) diese Vorgänge als die Suszeption des Reizes bezeichnen oder man kann, wie das oben oft geschah, von „Reizaufnahme" sprechen. Die Suszeption wird immer eine Funktion der Reizgröße sein.

Auf diese passive Suszeption muß aber schließlich die Reaktion des lebendigen Organismus erfolgen, eine komplizierte und für uns

1) Richter 1912 Sitzber. Wien. Akad. **121** 1183.
2) Mangold 1922 Ergebnisse d. Physiologie **21** I 362.

noch undurchsichtige physiologische Wirkung, die in energetischer Hinsicht schon ganz große Ueberraschungen bringen kann.

Man kann vermuten, daß manchmal auf die physikalische Veränderung sehr rasch die physiologische Wirkung eintritt, während in anderen Fällen mehrere physikalische Prozesse einander folgen, ehe das Protoplasma der Schauplatz weiteren Geschehens wird. Und im Gebiete der physiologischen Aktionen wird gewöhnlich nicht ein einzelner Prozeß, sondern eine ganze Kette von Prozessen auftreten, deren letztes Glied in einer Wachstumstätigkeit, einer Turgeszenzänderung, in einer lokomotorischen Bewegung oder lediglich in chemischen Prozessen besteht. Diese letzten Glieder des Reizprozesses sind gewöhnlich allein unserer Beobachtung zugänglich und werden als die Reizreaktion bezeichnet. Es ist aber klar, daß auch die vorausgehenden Glieder des physiologischen Vorganges Reizreaktionen sind. Wenn nach der Suszeption des Reizes die physiologischen Vorgänge eingeleitet sind, sagen wir, die „Induktion" des Reizprozesses habe begonnen oder auch der Reiz sei induziert. Statt Induktion gebraucht man auch wohl seit PFEFFER[3]) den Ausdruck „Perzeption" des Reizes; auch nennt man wohl den Zustand, in den das Protoplasma durch die Perzeption gerät, „Erregung". Ein Unterschied zwischen Perzeption und Erregung existiert wohl nicht; somit ist also mindestens einer der beiden Ausdrücke überflüssig. Da zudem beide zu Mißverständnissen führen können, insofern sie auch bei psychologischen Vorgängen Verwendung finden, so schien es uns besser, beide zu vermeiden und nur von Induktion zu reden. Auch von tierphysiologischer Seite ist ganz neuerdings durch MANGOLD[3]) betont worden, daß die Verwendung des Ausdruckes „Perzeption" für die ins Bewußtsein tretenden Vorgänge reserviert bleiben muß und deshalb in der Pflanzenphysiologie keine Verwendung finden darf. Den Ausdruck „Erregung" gebraucht MANGOLD im Sinne unserer „Induktion".

Beim Beginn der von PFEFFER inaugurierten Analyse der Reizbarkeit schien es so, als ob relativ ansehnliche Reize auf die Pflanze einwirken könnten, und doch, weil sie zu kurze Zeit wirken, ohne physiologischen Erfolg, ohne Induktion bleiben könnten. Insbesondere z. B. bei den Tropismen hat CZAPEK[4]) Reizmengen, die unter Präsentationszeitgröße waren, allgemein also alle unterschwelligen Reize, als nicht „perzipiert" betrachtet. Die Entdeckung von NATHANSOHN und PRINGSHEIM (S. 312), daß unterschwellige Reize durch Summation wirksam werden können, machte klar, daß auch der einzelne unterschwellige Reiz eine Induktion bewirken kann. Diese hält aber nicht unbegrenzt an, sondern sie klingt allmählich, viel langsamer, als sie entstanden ist, wieder ab. Dieses Abklingen, das Verschwinden des induzierten Zustandes, kann im Zusammenhang mit der Erscheinung stehen, daß jede Veränderung im Organismus gewöhnlich automatisch eine Gegenreaktion auslöst, die bestrebt ist, den ursprünglichen Zustand wiederherzustellen. Solche Rückregulationen, die wir vor allem beim Autotropismus kennen lernten, sind sehr kennzeichnend für das Lebensgetriebe. Und sie müssen mit Notwendigkeit dahin führen, daß die auf dem Gebiete der Suszeption

3) PFEFFER 1893 Die Reizbarkeit d. Pflanzen. Verh. Ges. d. Naturforscher Nürnberg.

4) CZAPEK 1898 Jahrb. wiss. Bot. 32 175.

nötige Proportionalität zwischen Reiz und Wirkung auf dem physiologischen Gebiet völlig verschwindet. Nimmt man an, die physikalische Wirkung eines Reizes liefe auf die Bildung eines Stoffes hinaus, der seinerseits katalytisch wirkte, so müßte eine stoffliche Veränderung eintreten, die irgendwie proportional der Reizmenge liefe. Wenn aber dann das Protoplasma auf diese Veränderung so reagiert, daß es sie aufzuheben, zu vernichten strebt, dann kann unter Umständen ein stärkerer Reiz eine geringere Endreaktion nach sich ziehen als ein schwacher, oder eine ganz andere Endreaktion.

Die soeben vertretene Anschauung, daß es sich bei der Summation unterschwelliger Reize um Summierung von Induktionen und nicht etwa von Suszeptionen handelt, ist für manche Fälle vollkommen sicher. Ja es kann sogar vorkommen, daß der Erfolg des unterschwelligen Reizes über die Induktion hinausgeht und zu einer Reaktion führt. Es kommt eben darauf an, wie die „Reizschwelle" bestimmt wird. Versteht man darunter, wie üblich, eine Reizgröße, die gerade zur kleinsten makroskopisch wahrnehmbaren Reaktion führt, so muß ein etwas kürzerer, also unterschwelliger Reiz zur nur mikroskopisch wahrnehmbaren Reaktion führen. Geht man in der Verkleinerung der Einzelreize immer weiter, so ist wahrscheinlich, daß zunächst noch Induktionen summiert werden, aber es ist auch möglich, daß schließlich die rein physikalischen Aenderungen, die durch den Reiz geschaffen werden, sich addieren können. Voraussetzung dafür ist, daß es solche rein physikalische Veränderungen gibt, die längere Zeit brauchen zum Vergehen als zum Entstehen. Während man früher geneigt war, anzunehmen, daß ein „Nachklingen" nur bei physiologischen Erscheinungen vorkomme, muß man heute sagen, daß es auch in zweifellos toten Systemen auftreten kann. So hat FITTING[5]) gezeigt, daß gewisse Farbenänderungen, die bei Blüten unter dem Einfluß der Temperatur entstehen und die zweifellos unabhängig von der Lebenstätigkeit verlaufen, auch sehr viel langsamer vergehen, als sie sich bilden.

Bei Geo- und Phototropismus ist es bis jetzt nicht gelungen, Reizungen von so geringer Größe zu finden, daß sie nicht durch Summation zu schwelligen Reizen heranwachsen könnten. Es ist wahrscheinlich, daß hier jeder auch noch so kleinste Reiz zu einer gewissen Veränderung führt und summierbar ist[5a]). Zweifellos gilt das nicht allgemein. So haben wir bei der Stoßreizbarkeit (S. 32) gehört, daß ganz schwache Stoßreize deshalb nicht summiert werden können, weil sie einander so rasch nachfolgen müssen, daß sie wie statischer Druck wirken. MANGOLD nimmt in solchen Fällen an, es komme nicht zu einer Induktion. Das ist gewiß möglich, und gerade für die unterschwelligen Reize bei Mimosa und Dionaea sogar wahrscheinlich. Immerhin ist zu betonen, daß im Prinzip doch auch die Nichtsummierbarkeit durch rasches Abklingen bedingt sein kann.

---

5) FITTING 1912 Zeitschr. f. Botanik 4 81.

5a) Dabei muß unentschieden bleiben, ob die Veränderungen rein physikalischer Natur sind, also nur in „Suszeptionen" bestehen, oder ob sie bis zu Induktionen fortschreiten. Möglich wäre ja, daß die rein physikalische Wirkung eines Reizes ausbleibt, wenn seine Einwirkung zu kurz oder zu schwach ist, etwa in dem Sinne, wie S. 407 für einen Taster ausgeführt wurde, daß ein zu geringer Druck seine Feder nicht bis zum Eintreten des Kontaktes durchbiegt.

Viele Induktionen bleiben nicht auf die Stelle beschränkt, an der sie entstehen, sondern breiten sich aus. Man spricht von Reizleitung, obwohl zweifellos im allgemeinen nicht die äußere Einwirkung, der Reiz, weitergeleitet wird, sondern irgendeine Folge von ihm. Daß im Einzelfall auch eine wirkliche Reizleitung erfolgen kann, ist gewiß möglich. Vor allem glaubt man ja, daß bei Mimosa wenigstens die Leitung mechanischer Reize auf einem Fortschreiten von Flüssigkeitswellen beruht, die überall, wo sie anprallen, einen neuen Stoß ausüben und demnach auch jedes Gelenk, das sie treffen, genau so reizen müssen, wie ein von außen kommender Stoß das tut. Eine Komplikation liegt freilich insofern vor, als diese Wellen erst bei der Reaktion im zuerst betroffenen Gelenk entstehen. Für andere Objekte und wohl auch für die Leitung anderer Reize bei Mimosa trifft dieser Modus aber gewiß nicht zu; da wird etwas anderes geleitet als der „Reiz".

Zwei Typen lassen sich da unterscheiden: beim einen ist jeder Reizerfolg notwendig mit Reizleitung verbunden, beim anderen ist die Reaktion auch ohne Reizleitung denkbar. Ein Beispiel für den ersten Fall liefert uns die Kontaktreizbarkeit der Ranken, wo ein Reizzustand nicht nur an der berührten Stelle selbst auftritt, sondern von hier aus den ganzen Querschnitt des Organs ergreift und sich in einer Wachstumsbeschleunigung dokumentiert, die maximal der berührten Stelle gegenüber ist. Wenn die Stärkestatolithentheorie zutrifft, kann auch eine geotropische Krümmung nicht ohne Reizleitung zustande kommen, denn im Stengel erfolgt ja die Wachstumsreaktion nicht in der Statolithenscheide, sondern vor allem in der Rinde, in der Wurzel weit entfernt von der statolithenführenden Haube. Und bei den taktischen Bewegungen schwimmender Organismen dürften wohl allgemein die Bewegungsorgane, die Geißeln, nicht direkt gezeizt werden, sondern erst durch Letiung vom Protoplasma der Zelle aus beeinflußt werden. — Ein Beispiel für den zweiten Fall würde der Phototropismus orthotroper Organe liefern, wenn die Blaauwsche Theorie zutrifft. Ganz besonders bei Phycomyces, möglicherweise aber auch noch bei so komplizierten Organen wie der Avenakoleoptile, würde jedes Teilchen des einseitig belichteten Gebildes so reagieren, wie es nach der ihm zuteil gewordenen Lichtmenge reagieren muß.

Beiden Fällen gemeinsam ist dann aber die Ausbreitung des Reizes in der Längsrichtung, das Ergriffenwerden neuer Querschnitte, auf die der Reiz selbst nicht eingewirkt hat. Bei den Ranken erfolgt diese Ausbreitung nach oben und nach unten, beim Phototropismus nur nach unten. Im letzteren Fall kann kein Zweifel mehr bestehen, daß sich da eine chemische Reaktion fortpflanzt, und zwar durch Diffusion, wenn es auch noch keineswegs klar ist, warum diese Diffusion nur nach unten und warum sie so geradlinig nach abwärts schreitet, daß auch in der verdunkelten Basis eines oben einseitig beleuchteten Keimlings die gleiche Polarität entsteht wie oben am Licht. Auch beim Traumatotropismus sind zweifellos Stoffe bei der Reizleitung von Bedeutung; für andere Fälle, z. B. den Geotropismus, ist das gleiche wenigstens wahrscheinlich. Die einfachste Vorstellung, die man sich also über diese Reizleitung machen kann, wäre die, daß die bei der Reizung selbst entstehenden Stoffe auch weitergeführt werden und überall die

gleichen Folgen hervorrufen wie am Entstehungsort. Leider sind wir nicht in der Lage, sicher zu sagen, ob diese Stoffe schon der Induktion, also dem physiologischen Geschehen, entstammen, oder ob sie im Suszeptionsprozeß rein physikalisch-chemisch entstanden sind. Namentlich beim Phototropismus könnte das letztere zutreffen, während beim Geotropismus das erstere wahrscheinlicher ist. Jedenfalls kann man also heute nicht allgemein mit Sicherheit sagen, daß „die Erregung“ geleitet werde.

In der Mehrzahl der Fälle können alle Teile der Pflanze, die zur Reizreaktion befähigt sind, auch der Reizaufnahme dienen, und umgekehrt alle, die den Reiz aufnehmen, auch die Reaktion ausführen. Von ganz besonderem Interesse aber sind Aufnahmeorgane, denen die Befähigung zur Reaktion nur in beschränktem Maß oder garnicht zukommt. Beim Tentakel von Drosera haben wir in dieser Hinsicht extreme Verhältnisse, denn nur das Köpfchen kann Reize aufnehmen, nur der Stiel kann die Krümmung ausführen. Bei den Paniceenkeimlingen gilt wenigstens in späteren Stadien ähnliches: nur der Kotyledon kann den Reiz aufnehmen, nur das Hypokotyl die phototropische Krümmung machen; in der Jugend aber ist auch der Kotyledon noch krümmungsfähig.

Das letzte Glied des Reizprozesses, gewöhnlich das äußerlich allein in Erscheinung tretende, wird als Reizreaktion schlechthin bezeichnet. Diese Reaktionen hier nochmals alle aufzuzählen, liegt nicht in unserer Absicht. Beim freien Ortswechsel kann die Reaktion entweder darin bestehen, daß der bisher ruhende Körper in Bewegung gesetzt wird, oder eine bestehende Bewegung in ihrer Geschwindigkeit oder Richtung geändert wird. Entsprechend kann bei den Wachstumserscheinungen das Wachstum erst durch den Reiz eingeleitet werden, oder ein bereits bestehendes Wachstum kann in seiner Intensität einseitig oder allseitig variieren. Der Turgordruck endlich kann nach dem Reiz einseitig oder allseitig an- oder abschwellen. Besonders häufig sind uns einseitige Veränderungen von Turgor oder Wachstum als Tropismen und Nastien entgegengetreten; tropistische dann, wenn ein orthotropes Organ von einseitigem Reiz getroffen wird, nastische dann, wenn dorsiventrale Organe, die auf verschiedenen Seiten ungleich empfindlich sind, von diffusen oder einseitigen Reizen getroffen werden. Bei solchen Krümmungen kann man neben der Bewegung auch die resultierende Gestalt ins Auge fassen; dann hat man formative Reizerfolge vor sich, und solche können im Extrem weit über Krümmungen, Windungen und Torsionen hinaus zu grundlegenden Gestaltsänderungen führen, zu einer völligen Umgestaltung eines Organs oder zu Neubildung von Organen. So z. B., wenn durch Kontaktreiz ein Rankenende zu einem Haftballen wird, oder wenn eine Blütenanlage sich zu einem vegetativen Sproß umgestaltet, oder wenn auf dem Blatt der Eiche eine Galle entsteht.

Allgemeine Gesetze. Gibt es Gesetze, die allen diesen Reizerscheinungen gemeinsam sind? Bei der Vielseitigkeit der Reizmittel, der Reizanlässe, der reagierenden Organe und ihrer Reaktionsmöglichkeiten wäre das wirklich verwunderlich, und tatsächlich sind solche Gesetze auch nicht gefunden worden. Nachdem das Reizmengengesetz zuerst beim Phototropismus entdeckt worden war, nachdem es dann auch für den Geotropismus bestätigt

worden war, glaubte man[6]) ein Grundgesetz der Reizbarkeit in der Hand zu haben. Diese Bedeutung kommt dem Reizmengengesetz zweifellos nicht zu. Schon bei anderen Tropismen ist es nicht nachgewiesen, womit nicht gesagt ist, daß es nicht da und dort doch Gültigkeit haben wird. Aber bei vielen Nastien, wo es auf das Reiz**gefälle**[7]) ankommt und nicht auf die Reizmenge, gilt es zweifellos nicht. Und selbst da, wo es gilt, ist sein Wirkungsbereich beschränkt[8]). Es sagt ja weiter nichts aus, als daß zunächst einmal gewisse physikalisch-chemische Veränderungen der Reizmenge proportional verlaufen; die sich anschließenden ersten physiologischen Prozesse mögen auch anfangs noch diese Proportionalität wahren. Späterhin aber kommt es unter allen Umständen zu Gegenreaktionen, die jede Proportionalität zwischen Reizmenge und Reizreaktion aufheben. Gleichstarke Krümmungen lassen also keineswegs auf gleichstarke Reizung schließen; nur bei Reizen, die nicht sehr stark über die Präsentationszeitgröße hinausgehen, gilt das Mengengesetz.

In vielen Fällen gilt dieses Gesetz auch außerhalb der Tropismen; so z. B. in der Tierphysiologie[9]) und auch bei manchen pflanzenphysiologischen Erscheinungen, z. B. bei der Lichtwirkung auf das Wachstum der Avenakoleoptile[10]), und bei der Bildung mancher Anthocyane[11]). Im letzteren Fall liegt aber die Möglichkeit vor, daß wir es schon mit einem rein chemisch-physikalischen Geschehen zu tun haben, bei dem das lebende Protoplasma gar nicht mitwirkt, einem Geschehen, das völlig an das Verhalten der Silbersalze gegen das Licht erinnert.

Das Sinusgesetz und das Talbotgesetz ordnen sich dem Reizmengengesetz unter. Das Sinusgesetz sagt, daß genau wie im physikalischen Experiment eine nicht senkrecht einfallende Kraft im Verhältnis des Sinus ihres Einfallwinkels wirkt. Hat man aber bei schräg einfallenden Kräften eine Reduktion im Sinne des Sinus des Einfallwinkels vorgenommen, so gilt für die so gewonnenen Werte das Mengengesetz. Das Talbotgesetz endlich sagt aus, daß die Energiemenge, die zur schwelligen Reizung führt, nicht auf einmal wirken muß, sondern daß sie in kleineren Dosen zugeführt werden darf, zwischen denen reizlose Pausen liegen. Diese Pausen können zwar sehr viel länger sein als die zwischenliegenden Reizzeiten, aber sie können nicht unbegrenzt sein, weil der Reizerfolg sonst wieder geringer wird oder ganz zurückgeht.

Es ist oben ausgeführt worden, daß wir kein entscheidendes Kriterium dafür haben, ob bei solchen Summationen Induktionen oder rein physikalische Erfolge sich addieren. Die Möglichkeit, daß das Talbotgesetz nur über physikalische Vorgänge berichtet, liegt jedenfalls vor. Und genau das gleiche muß man vom Reizmengengesetz und auch vom Sinusgesetz sagen. Einstweilen können wir ja nur aus logischen Gründen sagen, daß den Induktionen etwas rein Physikalisches vorausgehen muß. Irgend-

6) Fröschl 1909 Naturw. Wochenschr. N. F. 8 417 „Ueber ein allgemeines reizphysiologisches Gesetz".
7) Kniep 1913 Handwörterb. Naturw. 8 (Reizerscheinungen).
8) Pütter 1920 Naturwissenschaften 8 501.
9) Vgl. Fröschl Anm. 6.
10) Vogt 1915 Zeitschr. f. Bot. 7 193.
11) L. Linsbauer 1908. Wiesner-Festschrift 421.

eine Handhabe aber, die uns erlaubte, zu sagen: „hier beginnt das physiologische Geschehen“, liegt nicht vor.

Das Resultantengesetz schließt sich eng an das Sinusgesetz an, doch handelt es sich nicht um die Einwirkung einer Kraft, sondern von mehreren. In vielen Fällen treten nun solche Kräfte zu einer Resultierenden zusammen, die man nach dem Parallelogramm der Kräfte findet, wenn man die Einzelkräfte nach Größe und nach Richtung aufträgt. Für den Phototropismus würde das z. B. heißen:

1) Wird ein orthotropes Organ auf zwei antagonistischen Seiten in kurzen Intervallen intermittierend gereizt derart, daß Dauer, Intensität und Einfallwinkel des Lichtes gleich sind, so erfolgt keine Krümmung; die Reize heben sich auf.

2) Sind die antagonistischen Reize nach Dauer, Intensität oder Richtung ungleich, so wird die nach dem Sinus- und Reizmengengesetz berechnete Lichtmenge der einen Seite von der auf der anderen Seite maßgebenden abzuziehen sein.

3) Wirken zwei Kräfte, nicht wie bisher unter 180^0, sondern unter einem kleineren Winkel, so kommt ihre aus Richtung und Größe errechnete Resultante zur Wirkung.

Solange diese Gesetzmäßigkeit gilt, besteht also auch hier noch Proportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung. Allein es gibt Beispiele genug, wo das nicht zutrifft. Gerade beim Licht wissen wir, daß neben der tropistischen Wirkung auch eine andere nebenher läuft, deren Effekt ist, die Empfindlichkeit für den tropistischen Reiz herabzusetzen, die Reizbarkeit „abzustumpfen“, wie man sagt. Diese Abstumpfung aber erfolgt nicht nur durch allseitige, sondern auch durch einseitige Beleuchtung; ist sie eingetreten, dann kann nicht mehr das Resultantengesetz gelten, dann gilt das Webersche Gesetz. Unter dem Weberschen Gesetz verstehen wir die Tatsache, daß nicht die Resultante der zwei Reize, sondern deren Verhältnis für die Größe des Reizes maßgebend ist. Um also bei einer einseitigen Beleuchtung mit 1, 10, 100 MK durch antagonistische Belichtung gerade eben noch eine phototropische Krümmung zu bekommen, muß die Gegenseite mit 1,04, 10,4, 104,0 MK, und nicht etwa mit 1,04, 10,04, 100,04 MK beleuchtet werden. Entsprechend wird durch allseitige Vorbelichtung die Reizschwelle für einseitige Belichtung erhöht derart, daß das Verhältnis zwischen allseitiger und einseitiger Reizung ein konstantes bleibt. Das Webersche Gesetz ist auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie zuerst für chemotaktische Erscheinungen bewiesen worden, wo also die Reizschwelle für den taktischen Reiz durch diffuse gleichzeitige Reizung erhöht wird. Es ist ferner beim Phototropismus und auch beim Thigmotropismus erwiesen — dagegen ist es schon beim Geotropismus ganz strittig, und ist selbst da, wo es zutrifft, von beschränkter Gültigkeit. Somit kann auch hier keineswegs von einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit für Reizerscheinungen die Rede sein. Immerhin aber verdient hervorgehoben zu werden, daß dieses Gesetz mehr als das Reizmengengesetz sich auf die eigentlich physiologischen Vorgänge zu beziehen scheint. Zwar fehlt es nicht an Angaben, daß auch das Webersche Gesetz Analogien auf anorganischem Gebiet besitze — doch läßt sich etwas Bestimmtes zurzeit darüber nichts sagen.

Reizbarkeit der Tiere. Wenn wir die pflanzlichen Reizerscheinungen mit denen der Tiere vergleichen, so ist zunächst einmal zu konstatieren, daß mit geringen Ausnahmen die gleichen Reize in den beiden Organismenreichen wirksam sind, und daß wenigstens in Einzelfällen (Koleoptile gewisser Gräser, Wurzelspitze, Droseraköpfchen) auch bei der Pflanze ein distinktes Reizaufnahmeorgan dem Sinnesorgan der Tiere entspricht, während ein räumlich davon getrenntes Organ wie dort die Reaktion ausführt. Als weiteres Analogon tritt dann die Reizleitung hinzu. So kann man sich nicht wundern, daß auch Autoren von so kritischer Natur, wie W. Pfeffer, die Aehnlichkeit der beiden Reiche bezüglich der Reizbarkeit für so groß halten, daß sie auch bei der Pflanze von „Empfindung" sprechen.

Wenn der Physiologe von Empfindung, von Stimmung, von Sensibilität usf. bei der Pflanze redet, wenn er also Ausdrücke verwendet, die dem Seelenleben des Menschen entnommen sind, so liegt ihm im allgemeinen ganz fern, der Pflanze eine „Seele" zuzuschreiben. Wenn es erlaubt ist, von der Empfindlichkeit einer Wage und von der Empfindlichkeit eines Menschen zu sprechen, so ist auch nichts dagegen einzuwenden, wenn man von „Empfindung" bei Tier und Pflanze redet, auch wenn weitgehende Differenzen bestehen. Es ist ja ganz allgemein üblich, alte Namen auf neue Begriffe zu übertragen, dem alten Wort also einen neuen Sinn unterzuschieben. Nötig ist dabei freilich zur Vermeidung von Mißverständnissen eine scharfe Definition. Daran hat es aber in der Regel gefehlt. Und so kommt es, daß der Ausdruck: die Pflanze „empfindet" die Reize dahin geführt hat, ihr eine Seele zuzuschreiben, während er tatsächlich nicht mehr heißen soll, als daß dem Reiz eine Induktion gefolgt ist.

Es fragt sich nun, ob Gründe für die Annahme einer Seele bei der Pflanze sich finden lassen. In der Tat wird diese einerseits von ernsthaften Forschern, andrerseits aber auch von populären Schriftstellern vertreten, welch letzteren es oft mehr auf die erzielte Sensation als auf die Exaktheit ankommt. — So reden dann solche Schriftsteller von „subjektiver Empfindung", von „Wollen" und „Denken" bei der Pflanze; sie schreiben ihr also die ganz komplizierte Psyche des Menschen zu.

Uebrigens finden sich solche Auffassungen schon bei Fechner und auch bei Goethe, der im 3. Band von „Dichtung und Wahrheit" folgendes schreibt:

„Man bedenke, wie eine Naturerscheinung, die auf Verstand, Vernunft, ja auch nur auf Willkür deutet, uns Erstaunen, ja Entsetzen bringt. . . . . ."

„Wenden wir uns zu den Pflanzen, so wird unsere Behauptung noch auffallender bestätigt. Man gebe sich Rechenschaft von der Empfindung, die uns ergreift, wenn die berührte Mimosa ihre gefiederten Blätter paarweise zusammenfaltet, und endlich das Stielchen wie an einem Gewebe niederklappt. Noch höher steigt jene Empfindung, der ich keinen Namen geben will, bei Betrachtung des Desmodium gyrans, das seine Blättchen, ohne sichtliche äußere Veranlassung, auf und niedersenkt, und mit sich selbst wie mit unseren Begriffen zu spielen scheint. Denkt man sich einen Pisang, dem diese Gabe zugeteilt wäre, so daß er die ungeheuren Blätterschirme

für sich selbst wechselweise niedersenkt und aufhübe, jedermann, der es zum ersten Male sähe, würde vor Entsetzen zurücktreten.“

Trotz des Alters dieser Anschauung sind die Beweise dafür, daß die Pflanze „Verstand, Vernunft, Willkür“ besitze, auch heute noch äußerst dürftig und beschränken sich schließlich auf einige Fälle von nützlicher Reaktion, denen man mit Leichtigkeit gegenteilige Beispiele an die Seite stellen kann. Daß die Pflanze denkt, wird niemand ernstlich begründen können, und wenn man fragt, ob sie so empfindet wie wir, ob sie Bewußtsein hat, so kann man nur antworten: Darüber fehlt uns jede Kenntnis.

Wir können vom phylogenetischen Standpunkt aus nur sagen, daß Pflanzen und Tiere von denselben einfachen Organismen aus sich entwickelt haben. In beiden Reichen finden wir eine „Beantwortung“ von Reizen. Im Tier hat sich ein besonderes Organsystem ausgebildet, dessen einzige Funktion es ist, die Reize aufzunehmen und weiterzugeben. Ein solches Nervensystem mit seinem Zentralorgan (Gehirn und Rückenmark) fehlt der Pflanze zunächst einmal in morphologischem Sinn; aber auch der Funktion nach kann man es bei ihr nicht finden. Man kann Stengel der Quere und der Länge nach in Stücke zerschneiden, und sieht dann jeden Teil in der gleichen Weise, z. B. geotropisch, reagieren, wie es vorher das Ganze tat. Daraus kann man aber nicht mit Sicherheit schließen, daß die Pflanze keine Psyche habe. Geht man im Tierreich abwärts zu immer einfacheren Formen, so schwindet ja auch mehr und mehr die zuverlässige Kenntnis der psychischen Befähigung. Es sind stets nur Analogieschlüsse, die uns die Annahme einer Psyche bei anderen Organismen als bei uns selbst nahelegen. Sie werden um so unsicherer, je weiter wir uns vom Menschen entfernen.

Man hat eine Zeitlang die pflanzlichen Reizbewegungen mit den Reflexbewegungen der Tiere vergleichen zu dürfen geglaubt. Zweifellos ist das Kennzeichen der Reflexe darin zu suchen, daß eine Erregung von der Reizaufnahmestelle zum Zentralorgan geht, und von dort zum Motionsorgan geleitet wird. Nichts spricht dafür, daß Erscheinungen von ähnlicher Komplikation bei der Pflanze vorkommen. Wenn also der Pflanze eine Psyche zugesprochen werden soll, was man nicht widerlegen kann, so muß diese jedenfalls äußerst primitiv sein. Es scheint demnach heute, daß die Analogien zwischen pflanzlicher und tierischer Reizbarkeit nicht so tiefgehend sind, wie manche Forscher glaubten. Jedenfalls muß man aber zugeben, daß die Annahme einer prinzipiellen Gleichheit beider einen sehr großen heuristischen Wert gehabt hat, da sie zur Auffindung vieler Gesetzmäßigkeiten geführt hat.

Register.

Abänderungsspielraum 97.
Abklingen 266, 273.
Abkühlung 365.
Abnützung 214.
Abstumpfung 316, 360.
Adaptation, chromatische 56.
Adventivembryonen 188.
Aenderung der Reaktionsweise 315.
— — geotropischen — 291.
— — — — bei Rhizomen 291.
— — — — bei Wurzeln 292.
— — — — bei Blüten 292.
— — — — bei orthotropen Organen 293.
Aepfelsäure; Chemotaxis 444.
Aerobionten 67.
Aerotaxis 439.
Aerotropismus 341.
Aether; Chemotaxis 437.
— Herabsetzung der Empfindlichkeit 391.
— beim Treiben 204.
Aeußere Ursachen 34.
Aggregation 404.
Aktivierung von Enzymen 206.
Alectorolophus. Keimung 130, 211.
Alkalien; Chemotaxis 443.
Alkaloide; Chemotaxis 445.
Alles oder nichts 389, 410.
Alter 174.
— von Bäumen 215.
— und Tod 211.
Amöboide Bewegung 427.
Amphibische Pflanzen 74.
Anaerobionten 67.
Anaesthetica 204, 391, 413.
Anisophyllie 156.
Anlagen (Gene) 110, 196.
Anpassung 93.
— funktionelle 166.
Anstöße, äußere s. Reize.
Anthere, Oeffnung 231.
Antibiose 75.
Antitoxine 106.
Aphotometrisch 309.
Apobatisch 438.
Apostrophe 453.
Apposition 11.
Arbeitsleistung
— bei geotropischer Krümmung 263.
— durch Turgor und Wachstum 241.
Arbeitsteilung 15.
Ardisia 86.
Asci, Sporenausschleuderung 242.
Assimilation 3.
Atavismus 120.
Ausgestaltung, innere 16.
Auslösung 34, 246 ff., 407.
Austrocknung 191, 222.
Autonome Bewegungen s. endonome.
Autotropismus 257, 272, 302, 355.
Auxanometer 22.
Averrhoa, autonome Bewegung 418.

Bäume, Jahresperiode 200.
Bakterien, Bewegungen s. Schwimmbewegung, Chemotaxis, Aerotaxis.
Basen, organische 445.
Basidiobolus, Entwicklung abhängig von Ernährung 72.
— Schrittwachstum 10.
Basis 15.
— bei Restitution 152.
Bastarde 111.
— Mittelbildungen 112.
— neue Eigenschaften 119.
— Rückschläge 120.
— Spalten 112.
— Uniformität 510.
Bedingungen, innere 35, 196.
— formale 250.
Befruchtung 185, 188.
Begonia, Restitution 148.
Beleuchtungsstärke 48.
Beschattungspräsentationszeit 450.
Beschleunigung des Wachstums
bei Haptotropismus 354.
bei Nyktinastie 364.
durch Reize 35.
Bestäubung 185.
Bewegung 218.
— Arten 219.
— autonome s. endonome.
— durch Drehung 219.
— durch Krümmung 219.
— durch Winden 219.
— endonome 251, 417.
— hygroskopische 220.
— induzierte 251.

Bewegung, kreisende 297.
— lokomotorische 422.
— mit Ortsveränderung 422.
— paratonische 251.
— passive 218.
— periodische 375.
— Ursachen s. Geißeln, Kohäsion, Protoplasma, Quellung, Schrumpfung, Turgor, Wachstum.
Bewußtsein 459, 464.
Biegungsfähigkeit der Gelenke 372, 385.
Bilateral 360.
Biophytum 395.
Biorhiza-Galle 79.
Blaauwsche Theorie
— — im allgemeinen 415.
— — bei Geotropismus 259.
— — bei Phototropismus 326.
— — bei Thigmotropismus 362.
Blatt, Bewegungen durch Reize s. diese.
— — autonome s. endonome.
— Entfaltung 30.
— Etiolement 50.
— Korrelation zwischen Spreite und Spur 104.
— Lichtlage 308.
Blattbildung, Periodizität 200.
Blattfall 214.
Blattkletterer 358.
Blattpolster 20, 29.
Blattstellung 143.
— mechanische Theorie 145.
Blattstiel 29.
— abwerfen 103.
Blendlinge (Bastarde) 111.
Blüte, Geotropismus 288.
Blütenbildung durch spezifische Stoffe 182, 216.
— Einfluß äußerer Faktoren 175 ff.
— an Stecklingen 181.
— Ursachen 175 ff.
Blumenkrone seismonastisch 400.
Blumenuhr 367.
Bromeliaceenhaare, Wasseraufnahme 233.
Brutknospen 173.

Callus 65.
Cambium 208.
Catasetum, Schleuderbewegung 247.
Centrifugalkraft 59.
Chemische Reize 66.
— bei Pilzsporen und Pollenkörnern 66, 100.
— gestaltender Einfluß 71.
— Polarität bestimmend 72.
s. auch Chemotropismus, Chemotaxis, Drosera, Gallen, Gifte, Mimosa, Narkotika, Postfloration, Ranken.
Chemomorphose 71, 93.
Chemonastie 402.
— durch Laboratoriumsluft 405.
Chemotaxis 436.
— Abstumpfung 441.
— durch Aepfelsäure 444.
Chemotaxis durch Bakterien 437.
— durch Fleischextrakt 440 ff.
— durch Fumarsäure 444.
— durch Gase 439.
— durch Maleinsäure 444.
— durch Metallionen 445.
— der Myxomyceten 442.
— negative 439.
— phobische 439.
— positive 439.
— durch Protein 445.
— Reizmittel 437 ff.
— Reizaufnahme 446.
— Reizschwelle 440 ff., 444.
— Repulsion 439.
— durch Sauerstoff 439.
— Sensibilitäten 441.
— der Spermatozoen 443.
— topische 445.
— Unterschiedsschwelle 441.
— Vorkommen 436.
— Webersches Gesetz 441, 444.
— durch Zucker 445.
Chemotropismus 337.
— durch Gase 341.
— bei Pilzen 337.
— bei Pollenschläuchen 339.
— bei Wurzeln 340.
Chimären 89, 127.
Chloroform s. Narkotika.
Chlorophyll, Bildung, abhängig vom Licht 56.
Chloroplast, Chemotaxis 455.
— Phototaxis 452.
— Thermotaxis 455.
Chorismen 249.
Chromosomen als Vererbungssubstanz 122.
Cilien, Bewegungsorgane 423.
Circumnutation 419.
Clematis 358.
Crataegomespilus 91.
Crossing over 123.
Cuscuta 358.
Cuticula, Restitution 148.
Cyclanthera, Schleuderbewegungen 245.
Cynareen, Reizbewegungen der Staubfäden 397.
Cynipidengallen 78.
Cytisus Adami 91.

Dauergewebe 17.
Degeneration 174, 193.
Dehnbarkeit der Zellwand 239, 399.
Dehnung der Zellwand durch osmotischen Druck 239.
Dendrobium, Periodizität 211.
Desmodium 465.
Determinierung 101.
Diageotropismus 281.
Diastrophe 453.
Diatomeen, Bewegung 427.
Dickenwachstum 32.
— exzentrisches 62.
— sekundäres 32.
— der Zellwand 11.

Differenzierung 15.
Diffusion 338.
— als Reiz 441.
digen 189.
Dihybriden 117.
Dionaea 396.
Diploidie 187.
Dominieren 114.
— durch Licht 58.
Dorsiventral 156.
Drehung (Torsion) 219.
Drosera, Aggregation 404.
— Chemonastie 402.
— Kontaktreiz 401.
— Mechanik der Krümmung 403.
— Nastie und Tropismus 402.
— Thermonastie 407.
— Thigmonastie 401.
— Thigmotropismus 402.
Druck, Einfluß auf Organogenese 454.
— — auf Seitenwurzeln 64.
— — auf Wachstum 62.
— osmotischer 235, 236.
— — Bedeutung 238.
— — Bestimmung 236.
— — Größe 235.
— — Wirkung 276.
— als Reiz 351 (s. auch Kontakt).
— durch die wachsende Pflanze 241.
Druckholz 62.
Dunkelheit (s. Etiolement) 50.
Dunkelöffnung 361.
Dunkelkeimer 43, 131.
Dunkelstarre 375, 391.
Dryophanta-Galle 80.
Dynamische Schichten 223.

Ecballium, Schleuderbewegungen 244.
Ei, Entwicklungshemmung 186.
— Entwicklungsreize 187.
Eigenwinkel 293.
Einflüsse, äußere, auf Wachstum 35.
— korrelative, auf Wachstum 101.
— fremder Organismen 75.
Einjährigkeit erblich 197.
Einlagerung 12.
Eisbildung 39.
Elastische Dehnung der Zellhaut 9.
Elektrizität,
— Reizmittel 336, 389, 397, 451.
Elektronastie 389.
Elektrotropismus 336.
Embryonal 16, 133.
Empfindlichkeit 457.
Empfindung 465.
Emulsionsbewegung 431.
Endonom 247, 251.
Endonome Bewegungen 417.
— periodische — 380.
Energetische Faktoren 34.
Entblätterung 202.
Entfaltung des Blattes 29, des Sprosses 26, 200.
Entspannung der Zellhaut 241.
Entwicklung 216.
— Ursachen 33.
Entwicklungsgang 129, 170.
Entwicklungshemmung d. Geschlechtszellen 186 ff.
Ephemer 421.
Epinastie 286.
Epistrophe 453.
Erbmasse 110.
Erfrieren 39.
Ermüdung 363.
Erodiumgrannen 227.
Erregung 268, 459.
Ersatzbildung 102.
Erstarken 212.
Etiolement 52.
— Bedeutung 54.
— durch Stickstoffmangel 70.
Eudorina 173.
Eumotorisch 258.
Euphotometrisch 308.

Faktoren, äußere 35.
Färbung u. Beleuchtung 55.
Fasziation 125.
Fernwirkung, physiologische 342.
Festigkeit der Zelle 238.
Feuchtigkeit der Luft
Feuchtigkeit der Luft, Einfluß auf Wachstum und Gestaltung 73.
Filamente, seismonastisch 397.
Filialgeneration 112.
Flächen minimae areae 137.
Flächenwachstum 5.
Flankenstellung 285.
Flechten 86.
Fleischextrakt 439.
Fliehkräfte, Einfluß auf Geotropismus 295.
Flüssige Kristalle 2.
Form der Zelle 17.
Formale Bedingungen 31, 406, 413.
Formative Erfolge 35, 60.
Formwechsel 1.
Fortpflanzung 166.
— bei Algen 170.
— Bedeutung 193.
— bei Phanerogamen 173.
— bei Pilzen 168.
— ungeschlechtliche 168.
— Verhältnis zum Wachstum 179.
Früchte, Schleuderbewegungen 244.
Frühjahrspflanzen, Periodizität 210.
Frühtreiben 204.
Fühltüpfel bei Ranken 353.
Füllwasser 231.
Fumarophil 445.
Funktionelle Anpassung 106.
Funktionshemmung, Erfolg 103, 293.
Funktionsübertragung 103.

Gallen 75.
— Ursachen 82.
— Zweckmäßigkeit 85.
Galtonkurven 95.

Galvanotaxis 451.
Galvanotropismus 336.
Gase, Chemotropismus 341.
Gefälle 390.
Gefrieren 39.
Gegenreaktion 258, 272.
Geißelbewegung 425.
Gekoppelt 121.
Gelatinierungsdruck 433.
Gelenke an Blättern 20, 289.
— an Ranken 357.
Gene 110, 128, 196.
Generalreinigung 213.
Genetik 111.
Genotypus 116.
Geotaxis 452.
Geotrophismus 61.
Geotropismus 251.
— ausgewachsener Organe 262.
— bei dorsiventralen Organen 284.
— Flankenstellung 285.
— in Gelenkblättern 289.
— gespaltener Organe 260.
— Grasknoten 261.
— Induktion 268.
— Intensität d. Reizung 267.
— intermittierende Reizung 264.
— Klinostat 254.
— Knights Versuch 252.
— Kompensationsmethode 269.
— korrelative Einflüsse 292.
— Krümmung 255 ff., 258.
— Längskraft 269 ff.
— Nachwirkung 263.
— negativer 254 ff., 283.
— osmotischer Druck 260.
— bei orthotropen Organen 251.
— bei plagiotropen Organen 280.
— positiver 254 ff.
— Präsentationszeit 263.
— Reaktionszeit 263.
— Reizleitung 273 ff., 276.
— Reizmengengesetz 267, 272.
— bei Rhizomen 280.
— Ruhelagen 270, 285.
— Schwellenwert 273, 287.
— bei Seitenwurzeln 282, 292.
— bei Seitenzweigen 284, 286.
— Sinusgesetz 269 ff.
— Statolithenhypothese 277.
— Stimmung 291.
— Torsionen 284, 288.
— Tradescantia 282.
— Umstimmung 291.
— Webersches Gesetz 271.
— bei Windepflanzen 296 ff.
— Zusammenwirken mit Phototropismus 331.
Geowachstumsreaktion 259.
Geschlechtsbestimmung 183.
Geschlossen 15, 212.
Gestaltung 2.
— spezifische 107.
Gewebespannung 18, 240.
Gifte 71.
— Einfluß auf Wachstum 67, 71.
Gifte, Ursache des Todes 214.
Gleichstrom 389.
Greifbewegung 301.
Grenzwinkel, geotropischer 281, 295.
Griffel, seismonastisch 400.
Größe, spezifische 32.

Haftscheiben 35.
Hakenkletterer 296.
Haptotropismus 348.
Harmonische Entwicklung 101, 105.
— Verkleinerung 69.
Hauptruhe 200.
Haustorien durch Kontakt 358.
Heliotropismus 302 (s. Phototropismus).
Hemmung des Wachstums 35.
Heterophyllie 159.
Heterozygoten 115.
Hexenbesen 77.
Histoide Gallen 77.
Homozygoten 115.
Hormone 106.
Horizontalmikroskop 21.
Hydrodictyon, Entwicklung 138.
Hydrotaxis 447.
Hydrotropismus 342.
Hygronastie 373.
Hygroskopische Bewegungen 220.
Hyperbelgesetz 268.
Hyponastie 283.
Hypoplasie 51, 77.

Immergrüne 213.
Impatiens, Schleuderbewegung 244.
Induktion 268, 273, 459.
— stabile 98.
Induktionsstoß 389.
Induziert 251, 406.
Innendifferenzierung 163.
Innere Ausbildung 16.
— Ursachen 33.
Insektenfressende Pflanzen 358, 396, 401, 402.
Interkalarer Vegetationspunkt 28.
Interkalarwachstum 5.
Intermediär 111.
Intermittierende Reizung 264.
Intumeszenzen 74.
Intussuszeption 12.
Inverse Pflanze 59, 271.
Isolierte Zellen 102.

Jahresringe 208.
Johannistrieb 202.
Johnsons Versuch 262.
Jugendformen 54, 158.

Kältestarre 391.
Kardinalpunkte des Lichtes 41 ff.
— der Temperatur 36 ff.
Kataplasmatisch 77.
Keimfähigkeit 130, 192.

Keimlinge, thigmotropisch 360.
Kernteilung 14, 136.
Kitzelreiz 313.
Kletterpflanzen 296.
Klinostat 253, 302.
— intermittierender 264.
Knightscher Versuch 253.
Knollen 162.
Knospe, Ruhe 131.
Knospenmutation 26.
Knospenschuppe 160.
Kohäsionsbewegungen 229 ff.
Kohlensäure, Einfluß auf Reizbewegungen 374 (Anm. 26), 449.
Kompaßpflanzen 309.
Kompensationsmethode 269.
Konkavkrümmung 285.
Kontaktreiz 145, 353.
— organogenetische Erfolge 64.
Kontraktion der Wurzel 257.
Kontraktionsschicht 223.
Konvexkrümmung 285.
Konzentration der Nährstoffe 180.
— Richtungsreiz 446.
Kopulationsstimmung 172.
Kormophyten 15.
Kormus 143.
Korrelationen 101, 192, 292.
— bei Restitution 101.
— zwischen Blättern und Knospen 105.
— — — und Leitstrang 103.
— — Haupt- und Nebenachsen 105.
— — Knospen 105.
— — Zellteilen 102.
Kreisende Bewegung 297.
— — Ursache 298 ff.
— — bei Ranken 302.
— — bei Windepflanzen 297.
Kreuzung 111.
Kreuzungsnova 119.
Kriechbewegung 427.
Kristalle 2.
Krümmung 219, 220.
— geotropische 255.
— — Arbeitsleistung 263.
— — Verlauf 255.
— gewaltsame 61.
— phototropische 305.
— durch Schrumpfung etc. 223, 229.
— durch Turgor und Wachstum 234 ff.
Krümmungsbewegungen 496.
Künstliche Zelle 6.
— Pflanze 2.
Kurztrieb 179.

Labil 140.
Laboratoriumsluft 331 (Anm. 211), 405.
Längenwachstum, Meßmethoden 21.
— periodisches 199.
— Verteilung im Blatt 29.
— — im Sproß 26.
— — in der Wurzel 22.
Längskraft 283.
Längsspannung 20.
Lävulose, chemischer Reiz 66.
Lamellenbildung 8.
Lastkrümmung 292.
Latentes Leben 68.
Lateralgeotropismus 298.
Laubblatt und Niederblatt 160.
Laubfall 213.
Lebensbedingungen 35.
Lebensdauer 212 ff.
Leitfähigkeit, elektrische 381.
Leitung s. Reize.
Licht
— blastische Wirkung 50.
— diffuses 308.
— Einfluß auf Blütenbildung 175 ff.
— — — Gewebedifferenzierung 51.
— — — Geotropismus 293.
— — — große Periode 47.
— — — Plasmabewegung 435.
— — — Samenkeimung 45.
— — — Sporenkeimung 43.
— — — Wachstumsbeginn 42.
— — — Wachstumsgeschwindigkeit 49.
— formatative Erfolge 48.
— Genuß 41.
— Intensität, Einfluß auf Keimung 45, 130.
— intensives 308.
— katalytische Wirkung 43.
— -lage, fixe 308.
— -menge 311.
— -präsentationszeit 450.
— Qualität, Einfluß auf Chlorophyllbildung 55.
— — — auf Gestaltung 58.
— -richtung 57.
— — Einfluß auf Bewegungen s. Phototropismus, Phototaxis.
— — Einfluß auf Polarität und Symmetrie 57.
— -schluß 367.
— trophische Wirkung 49.
— Wachstumsbedingung 40.
Lichtblatt 54.
Lichtgenuß 41.
Lichtkeimer 45, 130.
Lichtlage der Blätter 308.
Lichtwachstumsreaktion 44, 328.
Lichtwechsel als Reiz s. Nyktinastie, Phototaxis.
Linien, reine 99.
Liesegangsche Ringe 194.
Lokalisierung der geotrop. Empfindlichkeit 274.
Lokomotion 433, 422.
— abhängig von äußeren Faktoren 433 ff.

Maleinophil 448.
Maleinsäure 444.
Maximum (s. Kardinalpunkte) 36.
Mechanische Reize, s. Druck, Kontakt Stoß, Zug.
Mechanische Einflüsse 62, 63.
Mechanismus und Organismus 407.
Mendelsche Regel 112.

Merogonie 187.
Metallionen; Chemotaxis 445.
Metamorphose des Laubblattes 158.
Micellen 221.
Mimosa, chemische Reizung 389.
— elektrische Reizung 389.
— nyktinastische Bewegung 369.
— periodische Bewegung 376.
— Reaktionszeit 387.
— Stoßreizbewegung 384, 388.
— — Bedeutung 396.
— — Biegungsfähigkeit 385.
— — Geschwindigkeit 392.
— — Mechanik 386.
— — Reizleitung 391.
— Verwundungsreiz 388.
— — Reizleitung 391.
Minimalflächen 137.
Minimum (s. Kardinalpunkte) 36.
Mirabilis 112 ff.
Mischkristalle 2.
Mißbildung 107.
Mittelruhe 132.
Modifikationen 93.
Monohybriden 111.
Moose, Spermatozoiden 445.
Mutationen 123 ff.
Myxomyceten 427, 442 ff., 450, 451.

Nachklingen 273.
Nachruhe 132, 204.
Nachreife 130.
Nachtblüher 367.
Nachtstellung 363.
Nachwirkung bei Geotropismus 263.
— periodischer Erscheinungen 198.
Nährsalze 69.
Narben, seismonastische 400.
Narkotika, chemotaktisch wirkend 437.
— Einfluß auf Mimosa 390.
— — auf Ranken 405.
— — auf Treiben 204.
— — auf Wachstum 71.
— Fehlen, formale Bedingung 413.
Nastien 251, 362.
— Uebergang zu Tropismen 402.
Negative Reaktion 254.
Nekrohormone 84, 188, 206.
Neubildungen durch Gallorganismen 77.
Neubildung (Restitution) 148.
Neuentfaltung (Restitution) 149.
Niederblätter und Laubblätter 160.
Niederschläge 2.
Niederschlagsmembran 6.
Nutation 240, 421.
Nyktinastische Bewegungen 362.
— — Abkühlung als Reiz 365.
— — Außenfaktoren 374.
— — Bedeutung 382.
— — bei Blüten 362, 366.
— — Erwärmung als Reiz 363, 365, 370.
— — bei Laubblättern 368.
— — Lichtwechsel als Reiz 367.
— — periodische Bewegungen 375.
Nyktinastische Bewegungen, Schwerkraft, Einfluß 374.
— — Umstimmung 374.
— — Vergleich mit Ranken 364.
— Variationsbewegungen 369.
— — Biegungsfähigkeit 372.
— — Mechanik 371.
— Wachstumsbewegungen 368.

Oberflächenspannung 430.
Oedogonium, Zellteilung 7.
Oeffnen der Blüte 363.
Oeffnungsbewegungen 218.
Oelschäume 431.
Oenothera 127.
Offen 15, 212.
Okulieren 87.
Omnivoren 234, 245.
Optimum (s. Kardinalpunkte) 36.
— bei Vorgängen außerhalb des Organismus 414.
Optimumkurve 23.
Orchideen, Blüten, autonome Bewegungen 419.
— — Postfloration 190.
— Seismonastie 400.
Organbildende Stoffe 217.
Organismen, morphogene Wirkung aufeinander 75.
Organismus und Mechanismus 407.
Organoid 76.
Orientierungsbewegungen 252.
Orthotrop 251.
Ortsveränderung 422 ff.
Ortswechsel 218.
Osmotaxis 446.
Osmotischer Druck 6.
Osmotropismus 339.
Oszillierende Bewegung 395.

Palisaden 454.
Panaschierung 126.
Panphotometrisch 308.
Parastrophe 453.
Paratonisch 251, 406.
Parentalgeneration 112.
Parthenogenesis 187.
Parthenokarpie 191.
Periklinalchimären 92.
Periode, große 23, 26, 419.
Periodische Bewegungen 375.
— — autonome 197.
— — endonome 197, 380, 421.
— Einfluß von Dauerlicht 378.
— — von Dunkelheit 376.
— — des Belichtungsrhythmus 377.
— Mechanik 382.
— Nachschwingung 378.
Periodizität 193.
— in der Blattbildung 200.
— im Dickenwachstum 208.
— im Längenwachstum 199.
— — — jährliche 200 ff.
— — — tägliche 199.

Periodizität, Erblichkeit 201.
— in den Tropen 200.
— in Zellteilung 198.
Permeabilität des Plasma 373.
Perzeption 459.
Pfirsich, immergrün 214.
Pfropfen 87.
Pfropfhybriden 89.
Phaenotypus 116.
Phobische Reaktion 439.
Phosphormangel 70.
Photographische Registrierung 22.
Photomorphose 93.
Photonastie 363, 421, 447 ff.
Phototaxis 447 ff.
— Aenderung der Reaktionsweise 449.
— der Chloroplasten 450.
— bei Chromatium 448.
— bei kriechenden Formen 450.
— negative 448.
— bei Nostoc 450.
— phobische 448 ff.
— positive 448.
— bei Purpurbakterien 447.
— — Schwärmern 448.
— Schreckbewegung 441.
— bei Volvox 448.
Phototropismus 302.
— Aenderung der Reaktionsweise 315.
— ausgewachsener Organe 305.
— bei Avena 315, 318.
— der Blätter 306.
— bilateraler Blätter 310.
— bei Cucurbita 310.
— diffuses Licht 306.
— direktes Licht 306.
— bei dorsiventralen Organen 309.
— Fläche, belichtete 312.
— Flächenstellung 308.
— Induktion durch Helligkeit 324.
— — Lichtrichtung 324.
— Krümmungen 306.
— Lichtintensität 315.
— Lichtmenge 311.
— Lichtrichtung 313, 324.
— Lichtstimmung 315 ff.
— Lichtwachstumsreaktion 326.
— Marchantia 310.
— in der Natur 304.
— negativer 303, 304, 310, 315, 317.
— ökologische Bedeutung 304.
— bei orthotropen Organen 308.
— bei Paniceen 318.
— Papillenwirkung 325.
— bei plagiotropen Organen 303, 306.
— positiver 303, 315, 317.
— Präsentationszeit 311.
— primäre Wirkung des Lichtes 321.
— Profilstellung 309.
— Reizleitung 318 ff.
— — über Einschnitte 320.
— — durch Diffusion 321.
— Reizmengengesetz 310.
— Reizschwelle 311.
— Talbotsches Gesetz 312.
— Torsionen 306, 307.
Phototropismus, Turgorkrümmung 308.
— Umstimmung 315.
— unterschwellige Reize 312.
— Verbreitung 303.
— Verteilung der Empfindlichkeit 320.
— Wellenlänge des Lichtes 314.
— Zusammenwirken mit Geotropismus 331.
— zweiseitige Reizung 313.
Photowachstumsreaktion 46.
Phycomyces, Chimären 127.
Phykocyan 56.
Phykoerythrin 56.
Physiologische Falle 438.
Piccards Versuch 275.
Pilobolus, Schleuderbewegung 244.
Pinots Versuch 262.
Plagiotrop 280 ff.
Plasmodien, Bewegung 427, 450, 451.
Plasmolyse 102.
Plasmolytische Grenzkonzentration 235.
Plastische Dehnung 7, 11.
Polarität 57, 60, 102, 140, 151.
Pole 15.
Pollenschläuche, Keimung 185.
— Orchideen 190.
— Richtungsbewegungen 339.
Polyhybriden 118.
Polymere Faktoren 120.
Pontaniagalle 78.
Population 100.
Positiv (geotropisch) 254.
Postflorationsvorgänge 190.
Potenzen 108.
Präsentationszeit (geotrop.) 263, 266.
Prävalieren 115.
Produktgesetz 267.
Profilstellung 309, 453.
Prosoplasmatisch 78.
Protein, chemotropisch 340.
Protoplasma.
— Bewegung 427 ff.
— — formale Bedingungen 433.
— Rotation 480.
— Taxien 456.
— Träger der Vererbung 128.
— Wachstum 3.
— Zirkulation 480.
Purpurbakterien 447.
Psyche der Pflanzen 466.
Pyramidenwuchs 126.

Quellung 3, 220.
Querspannung 20.

Radiär 156.
Radium 59.
Ranken, allseits reagierende 350.
— Alterseinrollung 349.
— Autotropismus 355.
— bleibende Einrollung 367.
— doppelseitige Reizung 350.
— einseits reagierende 350.
— Empfindlichkeit, Verteilung 360.

Ranken mit Gelenken 357.
— Krümmung nach Reiz 353.
— nastische Krümmung 402.
— Nutation, rotierende 302.
— Reizanlaß 351.
— Reizbarkeit 349.
— Reizleitung 355.
— Reizung beider Seiten 355.
— — durch chemische Einflüsse 405.
— — durch Flüssigkeiten 352.
— — durch Kontakt 353.
— — durch feste Körper 351.
— — durch Temperatur 405.
— — durch Verwundung 405.
— schraubige Einrollung 357.
— Thigmonastie 402.
— tropistische Krümmung 402.
— Umwindung der Stütze 356.
— Wachstumsbeschleunigung 354.
— Wachstumsverteilung 349.
— zweiseitige Reizung 355.
Reaktionsformen 251.
Reaktionsoptimum 258.
Reaktionszeit, geotr. 263.
Reflex 466.
Regeneration s. Restitution.
Regulationen 410.
Reine Linie 100.
Reis 87.
Reiz 34, 35, 251.
— allseitiger 457.
— als Auslösung 407.
— — — Einwände 411.
— anhomogener 457.
— Definition von Sachs 406, 412.
— einseitiger 457.
— Gesetze 462.
— Erfolge 462.
— formativer Erfolg 462.
— homogener 451.
— innerer 417.
— nastischer Erfolg 462.
Reizanlaß 322, 323, 457.
Reizaufnahme 458.
Reizbarkeit der Tiere 465.
Reizerscheinungen 247.
— Zusammenfassung 457.
Reizempfänglichkeit 457.
Reizgröße und Reaktionsgröße 410.
Reizgefälle 390, 463.
Reizleitung 318 ff., 322, 330, 461.
Reizlage, optimale 283.
Reizleitung 318 ff., 322, 330, 461.
— bei Geotropismus 273, 276.
— bei Phototropismus
— bei Ranken 355.
— bei Traumatropismus 346.
— bei Mimosa 391.
— — Geschwindigkeit 392.
— — Natur 393.
— — Wege 392.
— Geschwindigkeit 322.
— akropetale 342.
Reizmengengesetz 267, 272, 310, 367, 390, 411, 462.
Reizmittel 251, 323.
Reizreaktion 251, 460.
Reizschwelle 311, 460.
Reizvorgang 273.
Reizzustand, polarer 416.
Repulsion 445.
Restitution 101, 147 ff.
Resultantengesetz 361, 464.
Rezessiv 115.
Rheotaxis 452.
Rheotropismus 347.
Rhizome 161.
— Geotropismus 280.
Rhythmus 194.
— ektonomer 197.
— endonomer 197.
— primärer 198.
Riesen 70, 158.
Richtungsbewegungen 251.
— lokomotorische 436.
Röntgenstrahlen 59.
Rohrzucker 445.
Rotation 480.
Rotholz 62.
Rückregulation 459.
Rückschläge 55, 91.
Ruhe 129.
— Atmung während derselben 191.
Ruhelage, labile und stabile 272.
Ruheperiode 202, 203.

Säuren 131, 442.
Salpeterwert 237.
Samen 191, 192.
— Keimfähigkeit, Dauer 192.
Samenfäden 424.
Samenkeimung 192.
— durch Licht, Frost 39.
Samenruhe 129.
Saprolegnia 168.
Sauerstoff, locker gebunden 434.
— Notwendigkeit für Bewegung 414, 434.
— — für Wachstum 67.
Schattenblatt 54.
Schattenpflanzen 44.
Schaumstruktur 222.
Scheidewände, Anordnung 137.
Schichtung (Zellwand) 225.
Schlafstellung 363.
Schleuderbewegungen 218, 232, 241.
— bei Catasetum 247.
— bei Farnsporangien 230.
— bei Früchten 244.
— bei Pilzen 244.
— bei Staubgefäßen 246.
— Ursache 234.
Schließen der Blüten 363.
Schraube 143.
Schreckbewegung 439.
Schrittwachstum 10.
Schrumpfung 220, 224.
Schrumpfungsellipsoid 223.
Schwammparenchym 454.
Schwärmsporen 423, 424, 448.
Schwefelbakterien 448.

Schwelle 273, 339.
Schwerewachstumsreaktion 159.
Schwerkraft 59.
— abstumpfend 270.
— Aufhebung ihrer Wirkung auf dem Klinostat 254.
— auslösende Wirkung 263.
— als Reiz 261.
— chemische Erfolge
— diffuse 270.
— Einwirkung auf Dickenwachstum 62.
— — auf Längenwachstum 59, 259.
— — auf Polarität 60.
— — auf Richtung s. Geotaxis, Geotropismus.
— — auf Symmetrie 60.
— Ersatz durch Zentrifugalkraft
— Gewichtswirkung 273.
— Intensität 267.
— Längsrichtung 269.
— Richtung 268.
— Ursache der geotropischen Krümmung 252.
Schwimmbewegungen 423, 426.
Schwingungsraum 425.
Seifenlamellen 137.
Seismonastie (s. Stoßreiz) 384.
— Bedeutung 396.
Seitenwurzeln, Geotropismus 281 ff.
Selbständigkeit der Merkmale 118.
Selbstdifferenzierung 2.
Selektion 98.
Sempervivum 175.
Siebröhren 393.
Simultan 14.
Sinusgesetz 269, 463.
Solanum tubingense 90.
Somatisch 133.
Spalten der Bastarde 112.
Spaltöffnungen 240.
— Bewegung 383.
Spaltungsregel Mendels 118.
Spannungsdifferenzen 63.
Spathegaster-Galle 80.
Spermatozoiden 168, 424, 443 ff.
Spitze 15.
Spitzenempfindlichkeit 274 ff.
Spitzenwachstum 5.
Spontane Bewegungen 417.
Sporangium, Oeffnung 229.
Sporenausschleuderung 230, 242 ff.
Starrezustände 413.
Statolithenhypothese 277.
Staubfäden, Bewegungen 397.
Stauden, Periodizität 209.
— Treiben 210.
Stecklinge 149.
Stickstoff, Mangel, Etiolement 70.
Stimmung 295, 317.
Stimulierung 59.
Stoffe, organbildende 217.
— spezifische 107.
Stoßreiz 388 s. Seismonastie.
Straffheit 234.
Streckung 16, 157.
Streifung (Zellwand) 225.
Stromdichte 336.
Strophisch 438.
Struktur quellbarer Körper 221.
— spezifische 108, 196.
Stütze (Windepflanzen) 301.
Stylidium, endonome Bewegung 419.
Sublimat 437.
Substratrichtung 345.
Sukzedan 14.
Summation von Reizen 250, 265, 312, 352, 397, 459.
Supramaximal 38.
Suszeption 458.
Symbiose 75.
Symbole (bei Vererbung) 115.
Symmetrie 57, 60, 156, 163.

Tagblüher 367.
Tagesperiode 198 ff, 375 ff.
Tagesschlaf 371.
Tagstellung 363.
Talbotsches Gesetz 312, 463.
Taxis 436.
Teilung 132, 133.
Teilungsgröße 132.
Temperatur 35.
— Einfluß auf Geotropismus 293.
— — auf das Wachstum 35 ff.
— als formale Bedingung 413, 434.
— formative Effekte 39.
— Erhöhung 366.
— Grenzen 36.
— Kardinalpunkte 39.
Temperaturwechsel, Einfluß auf Wachstum 40.
— Reiz bei Bewegung 336, 363, 370.
Tetraploid 187.
Thallus 138.
Thermonastie 363 ff.
— Drosera 404.
— Ranken 404.
Thermotaxis 451.
Thermotonus 38.
Thermotropismus 332 ff.
Thigmonastie 358.
— Drosera 402.
— Ranken 402.
Thigmotaxis 452.
Thigmotropismus 348.
— bei Blattstielen 358.
— bei Blättern 358.
— und Blaauwsche Theorie 362.
— bei Clematis 358.
— bei Cuscuta 358.
— bei Insektivoren 358.
— bei Keimlingen 359.
— — — zweiseitige Reizung 360.
— — — Webersches Gesetz 360.
— Summierung von Reizen 352.
— Verteilung der Empfindlichkeit 361.
— bei Windepflanzen 359.
— bei Wurzeln 358.
Thiospirillum 447.
Tod 211 ff.
Tötungstemperatur 38.

Topisch 275, 276, 439, 449.
Torsion 226, 285, 288, 289, 302.
— geotropische 288, 307, 422.
— phototropische 307.
— durch Schrumpfung 226.
Tradescantia 287.
Transmissionszeit 268.
Transplantation 87, 154.
Trauerwuchs 126.
Traumatonastie 389, 405.
Traumatotaxis 455.
Traumatotropismus 345.
Treiben, künstliches 204.
Trennungsschicht 249.
Trockenheit des Bodens 72.
Trockenstarre 391, 433.
Tropismus 250.
Trotzer 130.
Turgeszenz 234.
Turgordruck 234, 251, 308.

Ueberverlängerung 70, 157.
— bei Stickstoffmangel 70.
Ultraviolettes Licht 58.
Umdifferenzierung 163.
Umschaltung 295.
Umstimmung 291, 295, 318, 410.
Undulierende Nutation 422.
Unentbehrlich 35.
Uniformität 118.
Unterlage 87.
Unterschwellig 265, 312.
Ursachen des Wachstums 33 ff.
— äußere 35.
— innere 101, 107.
Urtica, Vererbung 114.
Urticaceen, Staubgefäße, Bewegungen 246.

Van Tieghemsche Krümmung 340.
Variationsbewegungen 240.
— endonome 417 ff.
— geotropische 290.
— induzierte 417.
— phototropische 308.
Vaucheria 168.
Vegetationspunkt 16, 143.
— interkalarer 30.
Verdunklung 370.
Vererbung 110.
Vererbungsexperiment 109.
Vererbungsgesetze 118, 197.
Verjüngung 188.
Verkehrte Pflanze 61, 154.
Verkleinerung, harmonische 69.
Verkürzung beim Dickenwachstum 33.
Verlängerung 16.
Verletzung 237.
Vernarbung 147.
Vernunft 465.
Verstand 465.
Verwachsung bei Transplantation 87.
Verwundung 65, 133, 188.
— Reiz für Plasmabewegung 435.
Verwundung, Restitution 150.
— Richtungsreiz 345, 455.
Verzweigung 16, 141, 146.
Vielzellbildung 139.
Volumveränderung und Wachstum 3.
Volvocaceae 448.
Vorruhe 132.

Wabenstruktur 222.
Wachstum 3.
— Beeinflussung durch Gifte 67, 71.
— — durch Licht 40 ff.
— — durch Sauerstoff 67.
— — durch Temperatur 35 ff.
— Beginn 42, 66.
— des Blattes 29.
— Dauer 31.
— embryonales 16.
— und Fortpflanzung 179.
— Geschwindigkeit 37.
— gleitendes 18.
— Krümmungsursache 251.
— Messung 21.
— des Protoplasmas 3.
— des Sprosses 26.
— stoßweise Aenderungen 26.
— unbegrenztes 132.
— und Teilung 132.
— Ursachen 33.
— Verteilung 22.
— der Wurzel 22.
— der Zelle 2.
— der Zellhaut (s. diese) 5 ff.
Wachstumsbewegungen 240.
— -fähigkeit 38.
— -perioden 27.
Wärme, Wachstumsbedingung 36.
Wärmestarre 391.
Warmbad 74, 159, 205.
Wasser.
— Aufnahme 3.
— Bedeutung für Bewegungen 433.
— Einfluß auf Wachstum 68 ff.
— Entziehung 68.
— Gehalt der Pflanze 68.
— Verlust 220.
Wassergehalt des Bodens 69.
— der Luft 72.
Wasserpflanzen 44, 67.
— Knospenruhe 132.
Webersches Gesetz 44, 271, 317, 360, 464.
Welken 68.
Wellenlänge 49, 58.
Wert, osmotischer 235, 237.
Widerlage 223.
Wiederbildung 148.
Willkür 465.
Windepflanzen 296.
— Geotropismus 299.
— kreisende Bewegung 297.
— Stütze 301.
— Torsionen 302.
Windungen 219, 226, 422.
— freie 301.

Windungen an Ranken s. diese.
— durch Schrumpfung 226.
Wirtel 143.
Wirtpflanze 67.
Wuchsenzyme 83.
Wundheilung 65.
Wundholz 65.
Wundhormone 84, 136.
Wurzel 165.
— Eindringen in Quecksilber 262.
— Periodizität des Wachstums 211.
— Wachstum 22.
Wurzelhaube 277.
Wurzelkontraktion 20, 33.
Wurzelranker 358.
Wüstenpflanzen 237.

Zeiger am Bogen 21.
Zellbildung 28.
Zellhaut
— Apposition 7.
— Bildung 4.
— Dehnung durch osmotischen Druck 7.
— Schichtung 12.
— Wachstum durch Apposition 7.
— — in Dicke 11.
Zellhaut, Wachstum in Fläche 5.
— durch Intussuszeption 7.
— — durch plastische Dehnung 9. 11.
Zellkern, chemotaktisch 456.
— traumatotaktisch 455.
Zellkolonie 138.
Zellstreckung 28.
Zellteilung 14.
— Periodizität 198.
Zellwand, Richtung 137.
Zentrifugalkraft 253.
Zirkulation 480.
Zirkumnutation 419.
Zone maximalen Wachstums 24, 27.
Zucker, Chemotropismus 340.
Zufallskurve 95.
Zug 61, 63.
Zugspannung 61.
Zurückprallen 439.
Zuwachs 21, 31.
Zweige, Abwerfen 213.
— Plagiotropie 286.
— Umstimmung zu Orthotropie 291.
Zweijährigkeit, erblich 197.
Zweiteilung der Zelle 14.
Zwerge 158.
Zwergwuchs 69.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 5155

Bo
B
200503

Author Benecke, Wilhelm and Jose, Ludwig

Title Pflanzenphysiologie. Vol. 2.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU

POEPPE, LÜDDECKE, BÖHNISCH & CO
GROSSBUCHBINDEREI LEIPZIG